P. Bănărescu

principii și probleme de zoogeografie



P. BĂNĂRESCU

PRINCIPII ŞI PROBLEME DE ZOOGEOGRAFIE

EDITURA ACADEMIEI REPUBLICII SOCIALISTE ROMÂNIA

1970

CUPRINS

Prefață

Consider binevenită misiunea de a prezenta cititorilor noștri studiul Principii și probleme de zoogeografie *de Petru Bănărescu, deoarece am o vie atracție față de acest domeniu al biologiei și excelente aprecieri pentru munca științifică a autorului.*

Este îmbucurător faptul că, după un sfert de veac de minuțioase cercetări în specialitate, acest bun cunoscător al clasificației, al vieții și al problemelor distribuției geografice a unui grup atît de răspîndit cum sînt peștii caută, pe baza unei îndelungate experiențe personale, să aducă în literatura noastră științifică o dezbatere a aspectelor actuale generale ale zoogeografiei.

Cartea lui Petru Bănărescu umple nu numai o lacună de importantă informare bibliografică, ci tinde să contureze o judicioasă orientare în tratarea unor probleme fundamentale care preocupă gîndirea biologică contemporană.

Într-adevăr, cunoașterea răspîndirii geografice a speciilor animale, departe de a se reduce la o documentare aridă cu caracter auxiliar, constituie cadrul indispensabil al sistematicii filogenetice și de aceea se împletește cu problemele clasice ale evoluționismului și, mai recent, ale geneticii. Popularea marilor medii ale planetei noastre nu este rezultatul întîmplării, în funcție de condițiile actuale de existență; dimpotrivă, biogeografia devine pe deplin semnificativă numai în perspectiva istorică. *Ea este actul la care asistăm în prezent din dramatica epopee de sute de milioane de ani a istoriei vieții pe pămînt și, ca atare, o cronică concentrată care ne permite să descifrăm căile și modalitățile după care s-a desfășurat evoluția viețuitoarelor. Astfel înțelegem de ce marile explorări geografice au sugerat lui G.L. Buffon germenii transformismului, au condus pe Ch. Darwin și A. R. Wallace la victoria evoluționismului, au revelat lui M. Wagner*

rolul izolării și al migrațiunilor în nașterea speciilor. După cum vedem în capitolele cărții lui Bănărescu, efectele selecției naturale ne explică expansiunea și succesiunea faunelor corelativ cu principalele episoade paleogeografice ale transformării continentelor și oceanelor.

Patria noastră, cu natura bogată a munților și apelor ei, a fost un teritoriu frămîntat de peripeții paleogeografice, rămînînd privilegiată din punct de vedere biogeografic, de unde și contribuțiile însemnate ale marilor naturaliști români în acest domeniu. Ar. Caradja (1861–1955) și C. N. Hurmuzachi (1863–1937) ajung la vaste sinteze zoogeografice despre repartiția lepidopterelor și a coleopterelor nu numai din fauna europeană, dar și în legătură cu popularea Asiei și a altor continente. De asemenea, o operă biogeografică de răsunet mondial este aceea a lui J. V. Bedriaga (1854–1914) în herpetologie. Gr. Antipa (1867–1944) consacră studii fundamentale peștilor de origine ponto-caspică, I. Borcea (1879–1936) faunei relicte din limanuri și compoziției zoogeografice a Mării Negre, fiind urmați de elevi care aprofundează cercetarea mai multor grupe de crustacee ponto-caspice (Miside, Cumacei, Tanaide *de M. Băcescu,* Amfipode *de S. Cărăușu etc.*).

Dar biologul român care a urmărit cu perseverență și remarcabilă originalitate să aducă zoogeografia în slujba evoluționismului este, fără îndoială, Emil Racoviță (1868–1947), investit de o autoritate care izvora din incomparabila sa carieră de temeinic explorator în Antarctica, Marea Mediterană și mediul cavernicol. Această tendință străbate toate studiile sale asupra diferitelor grupe de crustacee, izopode subterane de origine terestră, marină sau de apă dulce, începînd cu declarația sa din 1908: „...Nu am scopul de a întocmi un simplu catalog al cavernicolelor, ci de a ajunge la concluzii biogeografice. Doresc, între altele, să izbutesc a explica distribuția unui grup natural de izopode...". El adaugă (1913): „..Trebuie ca aceste materiale să permită reconstituirea evenimentelor multiple și complexe care au dat naștere lumii subterane actuale".

Speologia îl face un mare promotor al sistematicii evoluționiste pe baza principiului după care „specia nu este, cum se crede, o entitate locală și actuală, ci un concept geografic și istoric, *și, prin urmare, taxonomia... trebuie să țină seama de modificările ce au suferit caracterele sale morfologice în spațiu, adică în domeniul întreg locuit de specie, precum și de transformările suferite de aceste caractere în timp" (1926). Astfel ajunge el la ordonarea speciilor în „spițe omogene", noțiune valoroasă „în filogenie și biogeografie" (1926).*

Spre a sublinia importanța izolării în speciație, R a c o v i ț ă *definește specia drept „o colonie* izolată *de consanguini"* (*1912*) *și dezvăluie mediul subteran „ca un adevărat muzeu de* relicte", *despre care formulează următoarele „legi" : „proporția relictelor unei epoci este cu atît mai mare cu cît ne adresăm la viețăți mai inferioare, iar numărul lor se micșorează cu cît cercetăm o epocă mai veche..."*. *„Numărul relictelor produse de o viță este cam proporțional cu întinderea ariei sale geografice și cam invers proporțional cu specializarea organelor sale și deci cu intensitatea adaptării sale la un mediu specializat"* (*1926*).

Prin preocupările sale zoogeografice, P. B ă n ă r e s c u *urmează deci o strălucită tradiție a biologiei românești și este perfect justificată linia de gîndire pe care o aplică, legînd modificările de areal ale speciilor și grupelor de istoria transformărilor lor în timp. La grupele care n-au lăsat fosile, datele biogeografice rămîn principala sursă de reconstituire a trecutului lor istoric, iar analiza constituției genetice a populațiilor actuale este valabilă numai pentru diversificările ultime. Valoarea evolutivă a acestora depinde nu atît de intervenția selecției, cît de potențialul* generalizat *al caracterelor respective, iar constatarea polimorfismului genetic nu reprezintă o premisă suficientă pentru afirmarea unei evoluții transspecifice viitoare. În aprecierea proceselor evolutive înfățișate de biogeografie, să nu pierdem niciodată din vedere învățămintele irecuzabile ale evoluției paleontologice, în primul rînd, mersul obligatoriu al transformărilor de la generalizat la specializat și* ireversibilitatea *specializărilor. Evoluția lumii vii este un gigantic proces istoric și el nu poate fi redus la simpla extrapolare a datelor actuale ale geneticii.*

De asemenea, relațiile competitive dintre marile clase de vertebrate, reptile și mamifere nu pot constitui cauza exclusivă de înlocuire a dominanței lor în epocile geologice. Dacă selecția ar fi factorul decisiv în eliminarea grupelor primitive de către cele superior organizate, ea ar fi reușit de mult să pustiască bogăția de compoziție a lumii vii, nepromovînd decît ultimul front al evoluției. În realitate, cu toate extincțiile masive din trecut și declinurile evolutive actuale, avem satisfacția să înregistrăm inepuizabila diversificare ierarhică *a viețuitoarelor din care a rezultat progresul de la unicelulare la om. Selecția nu are eficiență evolutivă primară și rolul ei este permanent subordonat factorilor interni de organizare și condițiilor mediului extern. Chiar în cazurile „faunelor învinse", care par să-i demonstreze atotputernicia, efectele sale pot fi suspendate prin* izolarea *geografică, permițînd supraviețuirea îndelungată a* relictelor.

Cartea lui P. B ă n ă r e s c u mai are meritul de a aduce multe exemplificări din zoogeografia României, cu privire îndeosebi la popularea bogatei noastre reţele de ape dulci. În această direcţie, noi rezultate importante pentru biogeografia mondială sînt de aşteptat din continuarea studiului elementelor ponto-caspice, care pătrund pînă în defileul Dunării, precum şi din explorarea faunei domeniului subteran. Sper ca expunerea de sinteză a lui P. B ă n ă r e s c u să fie un îndreptar pentru aprofundarea în viitor a principalelor caracteristici zoogeografice ale ţării noastre, astfel ca magistrala operă a lui A. T h i e n e m a n n (1950) relativă la nord-vestul Europei să fie completată prin cunoaşterea condiţiilor pămîntului românesc, care a păstrat mai multe urme ale trecutului, fiind cruţat de exterminările glaciarului.

Bogăţia de fapte şi idei împreună cu claritatea expunerii mi se par o chezăşie a succesului cărţii de faţă şi o recompensă care se cuvine autorului ei pentru vocaţia pe care n-a dezminţit-o niciodată în profesiunea sa de naturalist.

Prof. RADU CODREANU

CAPITOLUL 1

Obiectul zoogeografiei şi relaţiile ei cu alte ştiinţe

OBIECTUL ŞI RAMURILE ZOOGEOGRAFIEI

Zoogeografia studiază şi explică răspîndirea animalelor pe suprafaţa globului, fiind o disciplină de graniţă între ştiinţele biologice şi cele geografice. Avînd probleme în mare măsură comune cu fitogeografia, ştiinţa răspîndirii plantelor, de multe ori ambele discipline sînt reunite sub numele de biogeografie. Despărţirea lor este în fond artificială şi se datoreşte în primul rînd faptului că s-au dezvoltat independent, orientările lor ajungînd să fie diferite.

Zoogeografia cuprinde o serie de ramuri corespunzînd în parte etapelor parcurse în dezvoltarea ei şi diverselor orientări şi tendinţe care şi-au făcut loc în această ştiinţă. Numeroşi autori (R. Hesse, 1924; Sv. Ekman, 1927, 1935; N. A. Bobrinski, 1953; F. A. Schilder, 1956; G. de Lattin, 1967) au propus diverse împărţiri ale ramurilor zoogeografiei, cele mai complete clasificări aparţinînd ultimilor doi.

După părerea noastră, se pot distinge următoarele trei etape în cercetarea zoogeografică:

ZOOGEOGRAFIA DESCRIPTIVĂ

Zoogeografia descriptivă, denumită de Sv. Ekman zoogeografie înregistratoare („aufzeichnende oder registrierende Tiergeographie"), se ocupă de adunarea materialului faptic fără a-l explica, dar reprezintă o etapă indispensabilă a cercetării zoogeografice.

În cadrul zoogeografiei descriptive, G. de Lattin distinge, pe bună dreptate, două direcţii de lucru:

— *chorologia*, descrierea arealului diverselor specii, ce constă din înregistrarea tuturor localităţilor (staţiunilor) în care speciile respective au fost găsite, ajungîndu-se la delimitarea arealelor.

— *faunistica*, alcătuirea listei (de preferinţă completă) a speciilor de animale care se întîlnesc într-o anumită localitate sau regiune limi-

tată; lista poate cuprinde întreaga faună sau numai anumite grupe, respectiv unul singur.

ZOOGEOGRAFIA COMPARATĂ

Această a doua treaptă a zoogeografiei este inclusă de către o serie de autori, între care R. Hesse şi G. de Lattin, în zoogeografia descriptivă; Sv. Ekman o atribuie, din contră, zoogeografiei cauzale. După părerea noastră, zoogeografia comparată reprezintă o treaptă intermediară şi în cadrul ei putem distinge:

Zoologia geografică (după G. de Lattin, *zoogeografia sistematică*), care este studiul răspîndirii geografice a taxonilor supraspecifici (genuri, familii etc.), urmărind nu numai trasarea arealului general al taxonului respectiv, ci şi distribuţia arealelor speciilor în cadrul arealului genului sau familiei, numărul de specii care se întîlnesc în diverse părţi ale arealului genului etc. Zoologia geografică este deci o chorologie comparată a taxonilor supraspecifici.

Geografia zoologică (am putea-o denumi şi *faunistică comparată*), care studiază în mod comparativ faunele (respectiv listele de specii) din diversele regiuni ale globului, sesizînd asemănările şi deosebirile dintre acestea şi ducînd în cele din urmă la delimitarea de regiuni şi provincii zoogeografice.

Zoogeografia biocenotică, ce studiază răspîndirea diverselor zoocenoze, asociaţii de animale legate de un anumit biotop şi constituind, împreună cu fitocenozele aceluiaşi biotop, biocenoze. În timp ce studiul răspîndirii şi parţial al schimbării zoocenozelor constituie obiectul zoogeografiei, studiul cauzal al acestora aparţine mai degrabă ecologiei. După G. de Lattin, zoogeografia biocenotică este o ramură a zoogeografiei descriptive; noi considerăm că această disciplină este situată la un nivel superior şi că trebuie inclusă mai degrabă în zoogeografia comparată.

ZOOGEOGRAFIA CAUZALĂ SAU EXPLICATIVĂ

Zoogeografia devine cu adevărat ştiinţă numai în momentul în care descifrează cauzele răspîndirii animalelor. În zoogeografia cauzală se recunosc două orientări:

— *zoogeografia ecologică*, care explică răspîndirea speciilor (în parte şi a taxonilor superiori) prin condiţiile de existenţă şi prin posibilităţile lor de răspîndire activă sau pasivă;

— *zoogeografia istorică*, ce explică răspîndirea animalelor prin istoria trecută a lor şi mai ales a taxonilor superiori cărora le aparţin şi prin evoluţia paleogeografică a regiunii în care acestea se întîlnesc.

Partizanii acestor două orientări sînt în opoziţie de multe ori, adesea destul de vehement; cea ecologică are avantajul de a se baza pe date riguros controlabile, putînd fi comparată cu actualismul în geologie. Orien-

tarea istorică apelează la un trecut care niciodată nu poate fi atît de bine cunoscut ca prezentul, lăsînd loc imaginației, unor speculații adesea hazardate. Este natural deci ca adepții curentului istoric să apeleze la teorii ca cea a punților continentale sau a translației continentelor, iar zoogeografii de orientare ecologică să fie partizanii permanenței continentelor. Dar nu este mai puțin adevărat că răspîndirea animalelor nu se poate explica numai prin condițiile lor de existență şi prin posibilitățile lor de răspîndire în actuala situație geografică, iar trecutul este şi el în parte cunoscut; în orice caz, ne-au rămas dovezi incontestabile asupra prezenței unor specii în regiuni în care actualmente nu trăiesc nici ele, nici rude apropiate ale lor şi asupra existenței în trecut a unor condiții total diferite de cele actuale.

În fond, explicația ecologică şi cea istorică nu se opun, ci mai degrabă se întregesc. Punctul de vedere istoric nu face decît să aplice pentru trecut criteriul ecologic; prezența în zona alpină a unei specii de tundră se explică prin răspîndirea ei în perioada glaciară, ținîndu-se seama de ecologia speciei, de imposibilitatea ei de a trăi şi de a se răspîndi prin regiuni calde; prezența unor specii înrudite de amfibieni şi de peşti primar-dulcicoli în America de Sud şi în Africa se explică printr-o legătură directă care a existat între aceste două continente, ținînd seama de imposibilitatea acestor animale de a se răspîndi în mare. Pe de altă parte, curentul ecologic trebuie să ia în seamă şi factorul istoric. De exemplu preferințele pentru apele reci ale unor peşti din Europa centrală şi sudică aparținînd familiei *Salmonidae* se explică prin originea nordică a strămoşilor acesteia. Există actualmente în zoogeografie o tendință puternică de a îmbina punctul de vedere istoric cu cel ecologic, luînd în considerare mai ales faptul că au evoluat şi s-au răspîndit împreună nu atît specii izolate, cît ansambluri de specii legate între ele prin relații multiple. Speciile cu aceeaşi origine şi răspîndire au în linii mari şi aceleaşi cerințe ecologice, ele trăiesc împreună, iau parte la alcătuirea aceloraşi biocenoze. În zoogeografia regională şi istorică, asemenea specii sînt grupate în „complexe faunistice" (B.K. Stegmann, G.V. Nikolski) sau în „cercuri de elemente faunistice" (G. de Lattin).

Din alt punct de vedere se disting în zoogeografia cauzală:

Zoogeografia analitică, ramură ce explică răspîndirea speciilor şi taxonilor supraspecifici atît pe baza datelor ecologice, cît şi a celor istorice, respectiv paleontologice şi paleogeografice. Se ajunge astfel în cele din urmă la reconstituirea evoluției şi răspîndirii în timp şi spațiu a marilor taxoni (de la gen în sus) pe tot globul. Asemenea studii se bazează în primul rînd pe revizuirile sistematice riguroase ale taxonilor respectivi (completate, în măsura posibilă, cu studiul formelor fosile). Ca exemple putem da interesantele cercetări ale lui R. Jeannel asupra evoluției şi răspîndirii numeroaselor grupe de coleoptere, îndeosebi endogee şi hipogee, sintetizate în lucrarea sa din 1942, cercetările lui G. G. Simpson (1937—1951) asupra mamiferelor, cele ale lui W. Noodt (1964) asupra

crustaceelor sincaride etc. Numai un sistematician bun şi care are posibilitatea să urmărească un grup unitar pe întregul său areal, fără a se limita de granițe faunistice sau de altă natură, poate întreprinde asemenea studii.

Zoogeografia sintetică urmăreşte, din contră, ca, pe baza faunisticii şi a zoogeografiei analitice, să grupeze alături speciile şi taxonii care, fără a fi înrudiți filogenetic, au aceeaşi distribuție şi s-au răspîndit împreună, să reconstituie istoria evoluției acestor complexe de specii cu răspîndire asemănătoare şi totodată să reconstituie istoria regiunilor faunistice delimitate în geografia zoologică.

În toate cele trei trepte ale zoogeografiei se disting deci două direcții de lucru:

— se pleacă de la studiul răspîndirii speciei şi se ajunge treptat la unitățile taxonomice supraspecifice, criteriul fiind deci cel filetic, iar punctul de vedere geografic fiind urmărirea în spațiu a unui trunchi filetic, pe măsură ce acesta se ramifică; chorologia duce astfel la zoologia geografică, iar aceasta la zoogeografia analitică;

— se porneşte de la totalitatea speciilor de animale care se întîlnesc împreună, explicînd de ce şi de cînd trăiesc ele împreună şi în regiunea respectivă. Criteriul are deci un caracter mai geografic, dar există şi un punct de vedere filogenetic, respectiv istoric, deoarece fiecare dintre speciile componente ale unei faune este legată prin trecutul său de speciile înrudite, dar care trăiesc în alte faune. Faunistica se dezvoltă astfel trecînd în geografia zoologică, iar aceasta în zoogeografia sintetică.

În geografia zoologică şi în zoogeografia sintetică se disting două curente: 1) curentul regionalist, care tinde să împartă suprafața globului, pe baza răspîndirii animalelor, în regiuni şi provincii rigid delimitate; 2) curentul faunistic sau genetic, care grupează alături speciile avînd aproximativ aceeaşi răspîndire şi istorie şi urmăreşte răspîndirea în timp şi spațiu a acestor grupări[1], fără a delimita şi teritoriul.

Aşa cum în explicarea răspîndirii animalelor curentul ecologic şi cel istoric colaborează şi se completează reciproc, tot astfel şi direcția de lucru analitică, mai mult zoologică şi filogenetică, şi cea sintetică, mai mult geografică, se completează. Răspîndirea actuală a animalelor este rezultatul unui proces istoric îndelungat. Înțelegerea răspîndirii fiecărei specii în parte nu se poate face decît ținînd seama de arealul formelor înrudite; avantajul curentului analitic constă tocmai în aceasta. În schimb, din cunoaşterea răspîndirii unui singur grup de animale se pot trage concluzii unilaterale privind, de exemplu, evoluția paleogeografică a unei părți a globului. Curentul sintetic are avantajul de a prelucra un material faptic mai variat; dezavantajul este însă stăpînirea incompletă a acestui material. Zoogeograful trebuie să fie în primul rînd un bun zoolog sistematician, trebuie să cunoască grupul respectiv în profunzime şi pe întreg arealul

[1] Criteriul grupării speciilor este cel faunistic sau geografic, iar nu cel filogenetic, ca în zoogeografia analitică.

său, ceea ce restrînge numărul grupelor pe care el le poate cunoaşte. Cel care încearcă o sinteză asupra unei faune în ansamblu poate fi un bun cunoscător al unuia sau al mai multor grupe din această faună, dar pentru celelalte trebuie să apeleze la alţi specialişti, respectiv să ia materialul din literatură. De aici, riscul de a supraaprecia importanţa grupelor în care s-a specializat şi de a nu pricepe în suficientă măsură răspîndirea celorlalte grupe, şi îndeosebi de a lua drept bune din literatură sau de la alţi specialişti date eronate privitoare la aceste grupe. Un bun sistematician poate, pe baza unei revizuiri taxonomice serioase, să facă o operă bine fundată de zoogeografie analitică. O operă similară în zoogeografia sintetică se cere a fi precedată de revizuiri taxonomice şi reconstituiri zoogeografice pentru fiecare grup al faunei respective în parte. Zoogeografia sintetică este în mult mai mare măsură tributară celei analitice decît invers.

F. A. Schilder (1956) mai împarte zoogeografia şi în *macrozoogeografie* (studiul răspîndirii taxonilor superiori pe suprafeţe mari) şi *microzoogeografie* (studiul răspîndirii raselor geografice, a speciilor şi cel mult a genurilor pe suprafeţe mici). Speciile au fost însă iniţial rase geografice, iar genurile şi familiile specii, aşa încît problemele legate de distribuţie sînt aceleaşi pentru toate categoriile taxonomice. În dezvoltarea sa, de la P. L. Sclater şi A. R. Wallace pînă în zilele noastre, zoogeografia s-a ocupat atît de răspîndirea speciilor, cît şi de cea a taxonilor superiori. În schimb, subspeciile sau rasele geografice sînt unităţi taxonomice care au început să fie recunoscute abia în ultimele 3—4 decenii şi al căror studiu se face adesea cu ajutorul unor metode deosebite, de multe ori genetice. În zoogeografia clasică (reconstituirea evoluţiei taxonilor mari sau a faunelor locale, delimitarea complexelor faunistice sau a provinciilor şi districtelor zoogeografice) nu se apelează în general la taxoni mai mici decît specia. Studiul răspîndirii subspeciilor — microzoogeografia în sens restrîns — se leagă tot mai mult de genetica populaţiilor şi de geografia structurilor ereditare: geografia alelelor, a cromozomilor (respectiv a mutantelor cromozomiene, a inversiunilor şi translocaţiilor etc.), a genomurilor (în cadrul unor specii, poliploidia sau haploidia afectează numai o parte a arealului) şi a polimorfismului genetic. Microzoogeografia este astfel mai mult o ramură a geneticii şi a evoluţionismului, iar cîmpul ei de activitate se leagă nemijlocit de problema speciaţiei.

RELAŢIILE ZOOGEOGRAFIEI CU ALTE ŞTIINŢE

Ca orice ştiinţă, şi cu atît mai mult cu cît este de graniţă, zoogeografia are strînse legături cu o serie de alte discipline biologice şi geografo-geologice. Accentuăm că ea este în primul rînd o ştiinţă biologică (cu cercetările zoogeografice se ocupă îndeosebi zoologii, interpretarea faptelor neputînd fi făcută decît de persoane avînd cunoştinţe biologice funda-

mentale). Adesea, examinarea atentă a hărţilor (inclusiv a celor paleogeografice, climatologice etc.) furnizează suficiente date geografice unui zoolog spre a valorifica din punct de vedere zoogeografic materialul de care dispune.

TAXONOMIA (SISTEMATICA)

Sistematica este cea mai veche ramură a zoologiei şi rămîne permanent actuală. Nici una dintre celelalte ramuri ale zoologiei nu se poate dispensa de concursul sistematicii şi, la rîndul ei, sistematica foloseşte multe dintre rezultatele morfologiei, fiziologiei, biochimiei, geneticii spre a-şi perfecţiona metodele. Cu atît mai mult zoogeografia, ca ştiinţă ce are, între altele scopul de a reconstitui geneza faunei actuale, nu se poate dispensa de concursul sistematicii filogenetice.

Dintre unităţile taxonomice (sau taxonii) pe care le recunoaşte sistematica, specia este singura cu adevărat reală şi obiectivă. Zoologii sînt aproape unanimi în a admite drept unic criteriu al speciei la animalele cu reproducere încrucişată (care formează marea majoritate a regnului) izolarea reproductivă în natură. În orice faună locală, speciile sînt bine delimitate între ele prin izolarea reproductivă; dificultăţi în delimitarea speciilor intervin numai în cazul formelor înrudite vicariante, despre care nu avem siguranţa că sînt specii sau subspecii, şi îndeosebi al speciilor conţinînd mai multe subspecii, dintre care extremele, ajunse ulterior în contact, sînt izolate reproductiv, comportîndu-se astfel ca specii (problema este tratată în capitolul următor). Dar aceste cazuri sînt destul de rare, iar cu ele ne întîlnim numai cînd comparăm faune distincte; în faunele locale, speciile sînt delimitate deci de un criteriu obiectiv, care nu depinde de aprecierea cercetătorului.

Singura unitate intraspecifică recunoscută în taxonomie este subspecia sau rasa geografică. Ea corespunde unei realităţi obiective — variaţia geografică a speciei —, dar delimitarea în practică a subspeciilor vecine (ţinînd seama mai ales de trecerea insensibilă dintre ele) este cu totul subiectivă. Tot atît de subiectivă este şi delimitarea taxonilor supraspecifici — subgen, gen, familie etc. O dată cu adoptarea transformismului, sistematica tinde tot mai mult să devină perfect filogenetică, fiecare taxon supraspecific reunind speciile care sînt mai înrudite între ele decît cu alte specii; spre a fi filogenetic, un taxon trebuie neapărat să fie monofiletic. Însă corespondenţa perfectă dintre sistematică şi filogenie nu este încă decît un deziderat. Multe din revizuirile moderne duc la trecerea unor specii dintr-un gen într-altul la desfiinţarea şi fragmentarea unor genuri şi la reunirea altora etc. Dar chiar într-o sistematică perfect filogenetică, delimitarea taxonilor supraspecifici rămîne subiectivă. Un taxon conţine întotdeauna un număr oarecare de taxoni subordonaţi, iar gradul de înrudire dintre aceştia nu este acelaşi. Să luăm, de exemplu, un număr de 8 specii înrudite, ale căror raporturi filogenetice reciproce

sînt prezentate în figura 1. Aceste raporturi se pot transpune pe plan taxonomic fie considerînd că toate speciile aparțin unui singur gen, fie reunindu-le în două genuri (speciile 1—6 un gen, 7—8 al doilea), în trei genuri (speciile 1—5, 6 și 7—8) sau în patru (speciile 1—3, 4—5, 6 și 7—8). Oricare din aceste soluții am adopta-o, genurile astfel delimitate sînt reale, fiind monofiletice; ar fi nereal, nefiletic, să reunim, de exemplu, speciile 3, 5, 6 și 8 într-un gen, iar 1, 2 și 7 în alt gen. Însă delimitarea genurilor (în sensul de a recunoaște fie unul singur, fie 2, 3 sau 4) rămîne la aprecierea specialistului. Tot subiectivă este și delimitarea familiilor și a celorlalți taxoni supraspecifici.

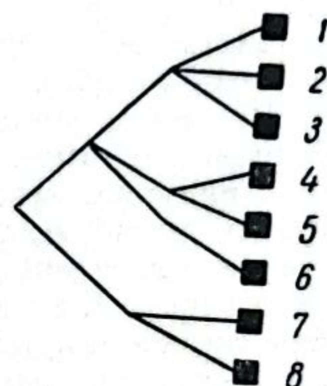


Fig. 1. — Schemă teoretică a relațiilor filogenetice dintre 8 specii (orig.).

În zoogeografie există o tendință actuală puternică de a se lua în considerare numai speciile. De exemplu complexele faunistice și îndeosebi „cercurile de elemente faunistice”, pe care le disting mai mulți autori (G. V. Nikolski, G. de Lattin ș. a.), partizani ai curentului faunistic în zoogeografia sintetică, sînt delimitate exclusiv pe baza răspîndirii și originii speciilor, fără să se ia în considerare genurile cărora acestea le aparțin. Rezumîndu-ne însă la specii, nu se pot rezolva decît relațiile dintre faune vecine și relativ înrudite, fără a se putea pune în evidență particularitățile unor faune mult deosebite de celelalte, cum ar fi cea a Australiei. Pentru aceste probleme este neapărat necesar să se apeleze la toate categoriile taxonomice — genuri, familii etc. —, ținîndu-se evident seama de faptul că delimitarea acestora are un oarecare grad de subiectivitate (de exemplu două grupuri înrudite de specii, pe care unii autori le consideră genuri apropiate, pot fi reunite de alții într-un singur gen etc.). Pentru nevertebrate, taxonii mai mari decît familiile nu au în genere importanță zoogeografică, fiind răspîndiți pe tot globul (cu unele excepții, ca, de exemplu, onicoforele, răspîndite doar în continentele sudice). În schimb, pentru zoogeografia vertebratelor, și îndeosebi pentru cea a mamiferelor și a peștilor dulcicoli, au mare importanță și subordinele, ordinele și chiar subclasele (sînt cît se poate de semnificative prezența subclasei monotremelor numai în Australia, cea a marsupialelor în Australia și America de Sud și lipsa aproape totală a placentarelor în Australia).

Justețea concluziilor zoogeografice depinde întotdeauna de corectitudinea determinărilor sau de realitatea filogenetică a taxonilor luați în considerare. Se cunosc destule cazuri în care, pe baza unor exemplare greșit etichetate sau greșit determinate, s-a crezut în prezența unor specii în regiuni în care ele lipsesc și s-au tras concluzii zoogeografice eronate. Dar concluzii și mai greșite s-au tras din aprecierea eronată a relațiilor filetice dintre taxoni mari. Un bun exemplu este cel al așa-ziselor rozătoare histricomorfe: un număr de 13 familii sud-americane și 3 africane, care

au fost mult timp considerate înrudite între ele, formînd un taxon superior (suprafamilie sau chiar subordin) în cadrul ordinului *Rodentia*; de aici, concluzia că strămoşii comuni s-au răspîndit graţie unei legături directe între cele două continente şi că deci această legătură (pe care o confirmă răspîndirea unor grupe de nevertebrate şi vertebrate inferioare) a durat pînă în perioada în care ordinele de mamifere au apărut. Însă cercetări ulterioare, în mare parte osteologice, au dovedit că nu există un grup monofiletic unitar al histricomorfelor şi că familiile sud-americane se leagă filogenetic de unele forme fosile din America de Nord, iar cele africane de forme asiatice.

Refacerea sistematicii duce deci la schimbarea fundamentală a unor concluzii zoogeografice. Un asemenea caz este cel al scoicilor mari de apă dulce din grupul unionaceelor sau naiadelor, grup foarte important pentru zoogeografie, ţinînd seama că atît speciile, cît şi genurile au un areal limitat. În literatura recentă se întîlnesc două sistematici diferite ale acestui grup: aceea a lui F. H a a s (1955) şi a lui H. M o d e l l (1964). O serie de genuri încadrate de unul din aceşti autori într-o familie sînt incluse de celălalt în altă familie (de exemplu *Hyridella* aparţine după H a a s mutelidelor, după M o d e l l unionidelor; trei genuri incluse de primul autor într-o familie distinctă, *Etheriidae*, sînt înglobate de M o d e l l în *Mutelidae* etc.); familia *Margaritanidae* este răspîndită, conform delimitării pe care i-o dă H a a s, în Europa, în nordul şi estul Asiei şi în America de Nord; conform sistematicii lui M o d e l l, ea cuprinde şi specii indiene şi australiene. Adaptarea sistematicii lui H a a s duce la concluzia că două familii, *Mutelidae* şi *Etheriidae*, au o răspîndire sudică (Australia, America de Sud, Africa) şi că deci ar proveni din Gondwana; familia *Unionidae* ar proveni din continentele nordice, dar a pătruns şi în Africa şi parţial în Australia, iar ultima familie, *Margaritanidae*, ar fi pronunţat nordică. Din contră, adoptarea clasificaţiei lui M o d e l l, mult mai complexă şi care cuprinde şi formele fosile, ar duce la concluzia că toate familiile (*Mutelidae*, înglobînd şi *Etheriidae*, *Elliptionidae* — inclusă de H a a s în *Unionidae* —, *Margaritanidae* şi *Unionidae*) ar proveni din continentele nordice, prima din ele fiind însă răspîndită actualmente numai în cele sudice, a doua limitată la America de Nord, iar ultimele două avînd atît genuri nordice, cît şi sudice. Iată deci un bun exemplu de gradul în care concluziile zoogeografice depind de sistematica adoptată.

Pentru studiile zoogeografice, nu toate grupele de animale au aceeaşi valoare. O primă condiţie este ca grupul respectiv să fie destul de bine cunoscut. Este semnificativ în această privinţă faptul că primele cercetări zoogeografice s-au bazat numai pe mamifere şi păsări şi abia ulterior zoogeografia a început să se ocupe şi de alte grupe, pe măsură ce acestea erau mai bine cunoscute. Chiar în zilele noastre există grupe de animale prea puţin cunoscute, ca, de exemplu, anumite familii de nematode, care nu sînt de loc utilizate în zoogeografie, iar altele, cum ar fi turbelariatele de apă dulce, sînt valorificate zoogeografic numai pe anumite continente.

Accentuăm însă că nici un grup de animale nu este pînă în prezent perfect cunoscut atît din punct de vedere sistematic, cît şi din cel al răspîn-

dirii geografice. Păsările sînt singurele la care se cunosc toate speciile (dacă mai sînt cîteva încă nedescrise, numărul acestora este foarte mic) fiind destul de bine stabilit şi arealul lor; în schimb, relaţiile filetice ale genurilor şi familiilor sînt încă nesigure, ceea ce afectează evident şi concluziile zoogeografice. Mamiferele sînt, dimpotrivă, mai bine cunoscute din punct de vedere filetic şi se poate afirma că sistematica actualmente în uz corespunde, cel puţin în cea mai mare parte, filogeniei reale (ţinînd seama mai ales că în această sistematică sînt încadrate şi formele fosile); în schimb, nu se cunosc încă toate speciile (permanent se descriu unele noi) şi nici arealele lor nu sînt perfect puse la punct. Pentru toate celelalte grupe de animale, sistematica este încă departe de a-şi fi spus ultimul cuvînt, atît în ceea ce priveşte speciile [2], cît şi relaţiile filetice ale acestora şi ale taxonilor supraspecifici. Dar atît cît se cunoaşte din sistematica acestor grupe permite să se tragă o serie de concluzii zoogeografice, dintre care unele vor fi reconsiderate pe măsură ce sistematica grupelor respective va fi refăcută.

În cadrul unor taxoni superiori, sistematica anumitor grupe este mai bine pusă la punct decît a altora; de exemplu cîteva familii de coleoptere, prelucrate de cercetători ca R. Jeannel şi Ph. Darlington, sînt mult mai bine cunoscute în privinţa sistematicii filogenetice decît alte familii ale aceluiaşi ordin; or, tocmai pe baza răspîndirii acestor familii bine studiate s-au tras cele mai multe concluzii zoogeografice.

Grupele de animale ale căror specii au o răspîndire largă, adesea cosmopolită, nu au nici o valoare pentru zoogeografie sau aproape nici una. Aşa sînt o serie de grupe dulcicole ale căror specii sînt dotate cu mari posibilităţi de răspîndire, mai ales pasivă: protozoare, rotifere, tardigrade ş.a. În cadrul unora dintre aceste grupe există şi un număr restrîns de specii cu areal limitat (de exemplu în lacul Baikal există cîteva specii endemice de protozoare şi una de rotifere — *Syncheta pachypoda*; M. Kozhov, 1963). Aceste specii cu areal limitat au o semnificaţie zoogeografică, dar restrînsă, ţinînd seama că rudele lor apropiate au o răspîndire prea largă.

Grupele reprezentate în fauna actuală printr-un număr prea mic de specii au o mică valoare zoogeografică, chiar dacă arealul acestora este restrîns. În această situaţie sînt, de exemplu, ultimii descendenţi ai unor grupe în trecut bogate în specii şi larg răspîndite: ultimul rincocefal, *Sphenodon punctatum*, al cărui areal este limitat la o insuliţă pe coastele Noii Zeelande; ultimul peşte crosopterigian, *Latimeria chalumnae*, de pe coastele Madagascarului, ale insulelor vecine şi ale Africii de sud-est; genul *Nautilus*, ale cărui cîteva specii populează apele din jurul arhipelagului indo-malaez. Singura concluzie ce se poate desprinde din răspîndirea acestor specii răzleţe este că, în regiunile în care ele trăiesc, anumite con-

[2] Nu toate speciile existente sînt cunoscute şi descrise; o serie de specii continuă să figureze pe listele faunistice sub două sau mai multe numiri sinonime şi deci să se creadă în existenţa unor specii nereale, iar unele forme considerate drept specii sînt în realitate rase geografice.

diţii au permis supravieţuirea de forme arhaice. Însăşi această concluzie poate fi formulată cu hotărîre numai în cazul în care într-o regiune supravieţuieşte nu o singură formă arhaică, ci mai multe. Un alt grup sărac în specii şi cu areal limitat îl formează termosbenaceele, crustacee dulcicole subterane, grupate în două genuri şi cinci specii în Tunisia, Italia, coasta dalmată şi Israel. Întrucît grupul nu este cunoscut în stare fosilă şi caracterele sale nu indică un arhaism accentuat, concluziile zoogeografice ce se pot trage sînt înrudirea dintre faunele dulcicole circummediteraneene, gradul lor accentuat de endemicitate şi eventuala provenienţă a termosbenaceelor din Marea Tethys.

Importanţa zoogeografică a unui grup creşte mult pe măsură ce numărul speciilor cunoscute sporeşte şi totodată se constată că arealul general este mai mare decît se credea. Un bun exemplu este cel al sincaridelor, alt grup de crustacee dulcicole, la care se cunoşteau cîteva forme fosile marine din carbonifer şi două ordine actuale: anaspidaceele cu 4 specii epigee în sudul Australiei şi Tasmaniei şi batinelaceele cu 2 genuri şi 4 specii în apele subterane ale Europei şi Asiei de sud-est. Pe baza acestor date s-a ajuns la concluzia că grupul este arhaic, iar formele actuale sînt relicte care în Australia, fiind lipsite de concurenţa altor grupe competitive, au putut supravieţui şi în apele de suprafaţă, pe cînd în Eurasia numai în cele subterane. În urma studiilor întreprinse între 1951 şi 1964, numărul genurilor cunoscute s-a ridicat la 13, iar al speciilor la 59, fiind repartizate la 3 ordine şi 6 familii (W. Noodt, 1964). În Australia există numai ordinul endemic şi epigeu al anaspidaceelor, cu 4 specii; prezenţa sa confirmă particularităţile faunei australiene faţă de fauna celorlalte continente. În părţile sudice ale Americii de Sud şi în Noua Zeelandă există un al doilea ordin, precum şi familia *Bathynellidae* din ordinul batinelaceelor. Această familie are o răspîndire bipolară, lipsind în zona tropicală, dar reapărînd în zona temperată nordică. Familia cea mai modernă, *Parabathynellidae*, există în zona tropicală şi în cea subtropicală a Eurasiei, Africii şi Americii de Sud, precum şi în Noua Zeelandă; răspîndirea sa explică arealul bipolar al *Bathynellidae*-lor, care au fost eliminate din zona tropicală şi „împinse" în cele două zone temperate. Răspîndirea anumitor genuri indică legături strînse între fauna acvatică subterană a Japoniei şi, pe de o parte, a Europei, iar pe de alta a Asiei de sud-est, apoi între fauna sud-europeană şi cea africană, între aceasta şi cea a părţii tropicale a Americii de Sud etc. Iată cîte concluzii noi se pot trage numai din faptul că numărul speciilor cunoscute şi arealul general al grupului au crescut.

Pentru a trage concluzii zoogeografice, cele mai potrivite grupe sînt acelea care conţin un număr destul de mare de specii şi taxoni supraspecifici şi la care atît speciile, cît şi genurile şi familiile au areal limitat; ierarhiei taxonomice îi corespunde astfel o ierarhie zoogeografică. Mamiferele şi peştii dulcicoli, la care şi ordinele au areal limitat, sînt în privinţa aceasta grupe cît se poate de semnificative. La insecte, taxonii mai mari decît familiile au o răspîndire prea largă pentru a avea semnificaţie zoogeo-

grafică; în schimb, se recunosc o serie de taxoni intermediari între gen și familie (subtrib, trib etc.) sau între gen și specie (îndeosebi „grupul de specii”), cărora le corespunde o ierarhie zoogeografică.

PALEONTOLOGIA

Răspîndirea actuală a animalelor fiind în mare parte o consecință a evoluției strămoșilor lor, este de cea mai mare importanță să cunoaștem acești strămoși și răspîndirea lor. Paleontologia este deci de cea mai mare utilitate pentru zoogeografie. În trecut, o serie de grupe aveau o răspîndire mult diferită de cea actuală. De exemplu ecvidele, existente în stare sălbatică în Eurasia temperată și Africa, au avut maximul de dezvoltare în America de Nord, tapiridele din părțile tropicale ale Asiei și Americii au fost răspîndite pe toată emisfera nordică; girafidele și multe genuri de antilope endemice în Africa au apărut întîi în India, apoi în Europa și abia în miocen și pliocen au pătruns în Africa etc.

Unii biogeografi de formație paleontologică și geologică (de exemplu R. Furon, 1958 și alte lucrări, H. și G. Termier, 1952, 1959) consideră că, în lipsa datelor paleontologice, nu se pot trage concluzii asupra originii răspîndirii actuale a taxonilor.

Din păcate, paleontologia nu furnizează suficiente date zoogeografiei decît pentru o singură clasă de animale, mamiferele. La acestea s-au putut reconstitui, cu ajutorul paleontologiei (dar nu exclusiv al ei), nu numai filogenia, ci și răspîndirea în trecut pe suprafața globului a majorității taxonilor; există însă și un număr de grupe mici de mamifere pentru care paleontologia nu a furnizat de loc sau a furnizat prea puține date: monotremele, dermapterele, cîteva familii de insectivore și rozătoare. Pentru alte clase și ordine de animale, paleontologia a adus date prețioase, dar totuși insuficiente și îndeosebi fragmentare. Așa, de exemplu, s-au putut urmări destul de bine, cu ajutorul paleontologiei, liniile mari de evoluție a clasei reptilelor și a majorității ordinelor dispărute, reconstituindu-se evoluția în timp a răspîndirii geografice a principalului ordin fosil, dinosaurienii; în schimb, pentru principalele două grupe actuale de reptile, saurienii și ofidienii, datele paleontologice sînt fragmentare. Nici un grup de animale nu a dat atît de multe fosile ca moluștele; însă, pe lîngă faptul că numeroase familii de moluște, îndeosebi terestre și cuprinzînd specii de talie mică, nu s-au păstrat de loc sau aproape de loc ca fosile, greutatea stabilirii poziției filetice a multor forme fosile constă și în aceea că unele caractere morfologice care s-au dovedit foarte importante în stabilirea unei clasificații filogenetice — aparatul genital și radula la gasteropode, forma larvară la lamelibranhiatele de apă dulce — nu pot fi recunoscute la fosile. Pe baza unui bogat material paleontologic s-a putut reconstitui evoluția, în decursul unor anumite perioade geologice, a unor grupe de moluște: viviparidele (paludinidele) din Slovenia, în cursul pliocenului (M. Neumayr și C. M. Paul, 1875; M. Neumayr

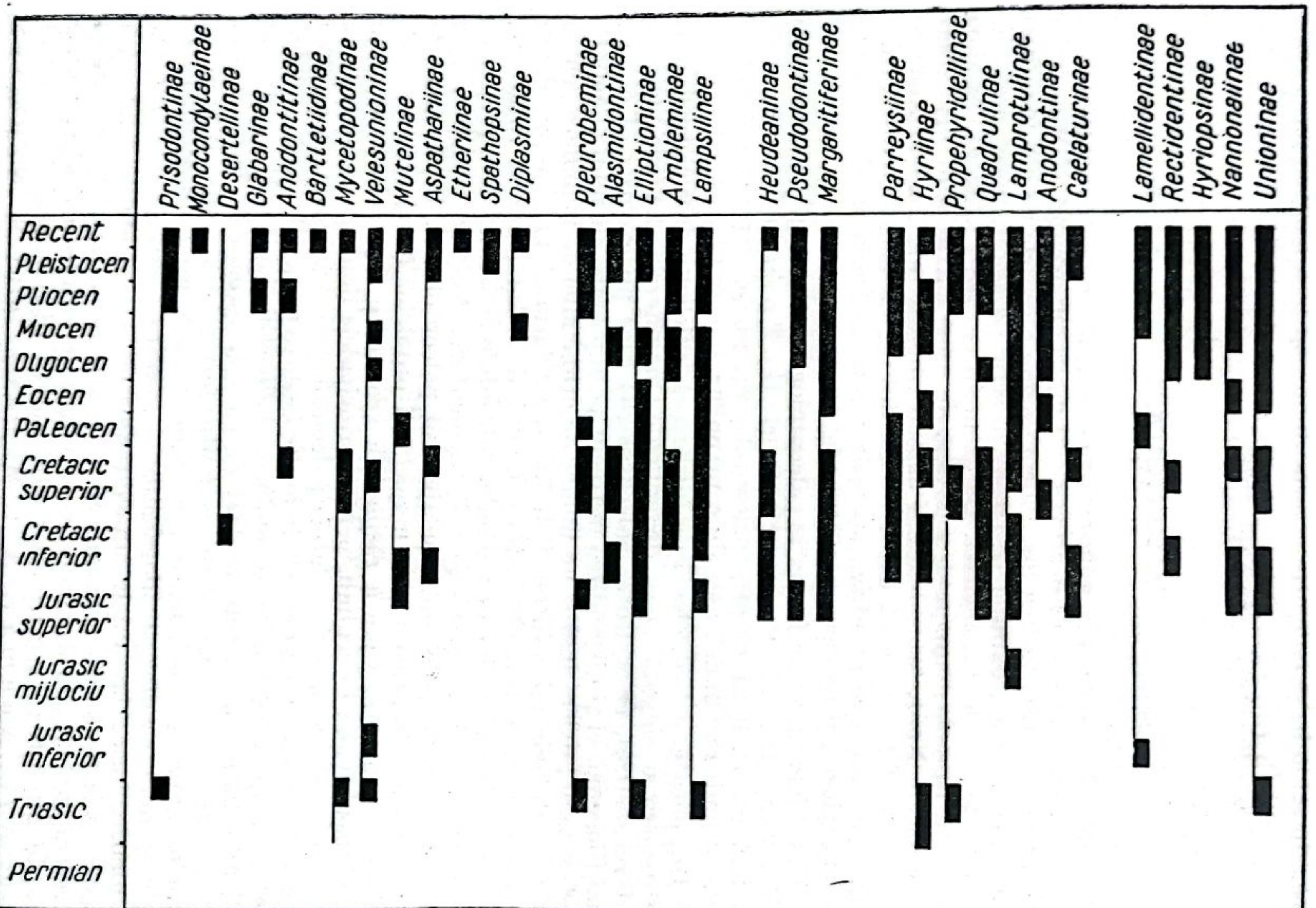


Fig. 2. — Răspîndirea în timp a subfamiliilor de lamelibranhiate de apă dulce din subordinul *Unionacea*, pe baza datelor paleontologice; se observă mari lacune pentru toate subfamiliile (după H. Modell, 1964).

în alte lucrări, citat de V. Franz, 1932), melanopsidele din bazinul panonic şi pontic în sarmaţian şi pliocen. Aceste reconstituiri s-au făcut, pentru perioadele respective, mai amănunţit decît pentru majoritatea familiilor de mamifere; dar ceea ce s-a reconstituit corespunde unor segmente prea scurte din ansamblul trunchiului filetic al ordinului sau chiar al familiei respective de moluşte. O încercare de sinteză asupra evoluţiei în timp şi spaţiu a unui taxon superior de moluşte este cea a lui H. Modell (1964) în clasificaţia sa sintetică a naiadelor sau unionaceelor actuale şi fosile. Sistemul propus de el, în măsura în care corespunde filogeniei, este de un real folos zoogeografilor, ajutînd îndeosebi la înţelegerea relaţiilor dintre fauna de unionacee a continentelor sudice şi aceea a celor nordice; dar din reprezentarea schematică a evoluţiei în timp a celor 33 de subfamilii pe care le recunoaşte H. Modell (fig. 2) se vede cît de lacunare sînt datele paleontologice: la 3 subfamilii nu se cunosc de loc forme fosile, iar celelalte sînt cunoscute unele începînd din jurasic sau chiar triasic, altele abia din cretacic etc. sau numai din pliocen, însă pentru nici o subfamilie nu se cunosc fosile din toate perioadele, din momentul apariţiei subfamiliei pînă în zilele noastre; pentru fiecare subfamilie există cel puţin o lacună, corespunzînd măcar unei jumătăţi de perioadă.

Se cunosc fosile şi la majoritatea celorlalte încrengături şi clase: păsări, peşti, echinoderme, celenterate etc., pe baza cărora s-au putut stabili unele fapte incontestabile, şi anume că într-o perioadă dată un taxon oarecare trăia într-o anumită regiune a globului; dar aceasta nu înseamnă că în aceeaşi perioadă taxonul lipsea în alte regiuni (din care nu se cunoaşte ca fosilă) şi că în regiunea din care se cunoaşte cea mai veche fosilă taxonul a apărut mai devreme decît în regiuni din care se cunosc fosile doar din perioade mai tîrzii. Concluziile ce se pot trage din datele paleontologice asupra grupelor respective sînt deci nesigure. Aşa, de exemplu, în problema atît de controversată a originii grupelor care actualmente se întîlnesc numai pe continentele sudice, găsirea unei fosile în emisfera nordică dovedeşte că în trecut grupul trăia şi în nord şi că deci s-ar fi putut răspîndi prin nord (din Eurasia şi America de Nord sau invers); nu este însă o dovadă certă că răspîndirea s-a făcut într-adevăr prin nord, rămînînd şi posibilitatea ca grupul să se fi răspîndit graţie unor vechi legături între continentele sudice. Pentru a avea o cvasicertitudine într-o asemenea problemă, ar trebui să dispunem de un material paleontologic abundent şi oarecum continuu, să putem stabili cu oarecare aproximaţie în care regiune grupul respectiv a apărut la început şi în care ulterior, să putem oarecum preciza filogenia. Dacă, de exemplu, speciile sud-americane ale unui grup de animale răspîndite actualmente numai pe continentele sudice sînt mai înrudite cu formele fosile nord-americane decît cu cele europene sau asiatice, iar, din contră, formele actuale africane sînt mai înrudite cu fosilele europene sau asiatice, am putea afirma aproape cu certitudine că răspîndirea grupului s-a făcut prin nord şi că fiecare continent sudic a fost populat din continentul situat imediat la nord.

Sîntem de acord cu afirmaţia lui Furon că numai cu ajutorul unui material paleontologic abundent se poate reconstitui răspîndirea grupelor de animale, dar, cu excepţia mamiferelor şi a cîtorva familii de moluşte, nu dispunem de asemenea date. În majoritatea cazurilor, zoogeograful este nevoit să se mulţumească cu un material paleontologic foarte incomplet sau chiar să se lipsească total de ajutorul paleontologic şi să tragă concluzii pe baza acestor date insuficiente, completate cu date filogenetice, paleogeografice, ecologice sau de altă natură.

Paleontologia furnizează date şi asupra unor grupe complet dispărute, care nu au dat descendenţi (nici măcar ramuri colaterale apropiate) în fauna actuală sau descendenţi atît de depărtaţi, încît răspîndirea formelor actuale să nu poată fi de loc dedusă din cea a strămoşilor. De exemplu răspîndirea ciclostomilor actuali nu are nimic de-a face cu cea a ostracodermilor paleozoici. Atît filogenia, cît şi răspîndirea geografică a unora dintre aceste grupe exclusiv fosile sînt mai bine cunoscute decît cele ale strămoşilor unor grupe actuale. Şi din răspîndirea geografică a unor grupe exclusiv fosile se pot trage concluzii preţioase pentru zoogeografie, dar indirecte: de exemplu prezenţa într-o anumită perioadă geologică a unor genuri fosile în două continente, cum ar fi Africa sau America de Sud, este un argument spre a data, din aceeaşi perioadă, originea răspîndirii unor grupe actuale, prezente în aceleaşi două continente şi a căror paleontologie este necunoscută. Asemenea date deservesc zoogeografia nu din punct de vedere paleontologic, ci paleogeografic, vădind vechi legături continentale.

După părerea noastră, rostul zoogeografiei fiind explicarea răspîndirii actuale a animalelor, formele fosile prezintă interes numai în măsura în care sînt legate filetic de cele actuale. Reconstituirea evoluţiei faunei în tot cursul istoriei globului, aşa cum a încercat să o facă Th. Arldt (1907, 1938), depăşeşte obiectivele zoogeografiei.

GENETICA ŞI EVOLUŢIONISMUL

Evoluţia faunelor este strîns legată de problema speciaţiei şi prin aceasta de genetică şi evoluţionism. În subcapitolul anterior a fost menţionată microzoogeografia — studiul răspîndirii geografice a subspeciilor şi al structurilor ereditare — iar fenomenul speciaţiei şi implicaţiile sale zoogeografice vor constitui obiectul capitolului următor.

PALEOGEOGRAFIA

Răspîndirea actuală a animalelor are rădăcini în trecut şi de aceea zoogeograful apelează nu numai la paleontologie, ci şi la paleogeografie, ramură integrantă a geologiei, care are ca obiect reconstituirea evoluţiei continentelor şi oceanelor.

Paleogeografia este o știință mai complexă decît taxonomia și paleontologia. Stabilirea configurației geografice din trecut se face atît pe baza unor date pur geologice (petrografice, stratigrafice, tectonice), cît și a unora paleontologice și chiar zoogeografice și fitogeografice. Relațiile dintre paleogeografie și cele două științe biogeografice iau adesea aspectul de cerc vițios; s-au postulat anumite legături geografice din trecut în primul rînd sau chiar exclusiv pe baza răspîndirii actuale a unor taxoni la animale și plante, iar reconstituirea paleogeografică bazată pe aceste date biogeografice a fost luată drept sigură și folosită spre a explica alte fenomene biogeografice similare.

Principalele date paleogeografice care interesează zoogeografia se referă la întinderea în trecut a continentelor și oceanelor. Pentru unele probleme interesează numai liniile mari ale situației geografice din trecut, de exemplu dacă într-o anumită perioadă cele două Americi erau unite (cum sînt și azi) sau complet separate, dacă Europa era unită sau nu cu America, dacă Australia era un continent unitar sau separată în 2—3 insule. Aceste probleme se pun atunci cînd este vorba de evoluția taxonilor superiori pe continentele mari sau în mări. Uneori sînt însă necesare date mult mai precise; de exemplu, pentru a explica prezența unor animale de origine marină în apele interioare, este necesar să cunoaștem în amănunțime care era linia țărmului în anumite perioade geologice, deoarece numai așa putem stabili dacă speciile respective ar putea fi considerate relicte în apele interioare și nu imigrate. Stabilirea liniei țărmului este necesară și pentru a ști dacă anumite insule au fost în unele perioade unite cu continentul sau nu.

Repartiția în trecut a uscatului și a mărilor se stabilește în primul rînd pe baza depozitelor geologice respective. În trecut se folosea o metodă simplă, dar care s-a dovedit nesigură, și anume limita unei formațiuni geologice era considerată limita mării în perioada respectivă. Lucrurile nu stau însă atît de simplu; dacă prezența unor depozite marine este o dovadă că în perioada respectivă se întindea pe acolo marea, în schimb lipsa depozitelor marine nu atestă existența uscatului (multe depozite au fost ulterior complet erodate). În reconstituirile paleogeografice se ține seama și de alte date: natura depozitelor marine (cele litorale indică apropierea țărmului, cele pelagice și puținele depozite abisale depărtarea lui), prezența depozitelor continentale etc., ca și argumente paleontologice — identitatea sau neidentitatea faunelor. Aceste argumente trebuie cîntărite cu prudență; neidentitatea a două faune marine contemporane, de exemplu, nu este o dovadă că mările respective erau separate printr-un continent, deoarece în aceeași mare sau ocean fauna poate varia regional, chiar puternic, datorită condițiilor climatice (cazul a numeroase faune marine actuale).

Marea greutate în a reconstitui configurația geografică din trecut este lipsa de date geologice din zonele ocupate actualmente de mări. Pentru o serie de perioade geologice s-a putut urmări pe actualele continente, cu destulă aproximație, limita uscatului și a mării; dar aceasta

numai pînă la actualul ţărm. Insuficienţa datelor asupra geologiei submarine este compensată parţial cu alte date geologice, cum ar fi concordanţa sau discordanţa dintre cutări sau alte structuri geologice pe cele două litorale opuse ale unei mări sau ocean (K. Beurlen, 1961, citat după O. Kraus, 1964).

Zoogeografia apelează la paleogeografie şi într-o serie de probleme speciale şi de amănunt. Aşa, de exemplu, pentru a explica răspîndirea unor moluşte, crustacee şi peşti de apă dulce este necesară cunoaşterea evoluţiei reţelei fluviatile, respectiv a captărilor de rîuri din trecut; prezenţa genului dunărean de peşte *Aspro* în bazinul superior al Ronului, existenţa unor specii şi chiar rase comune de peşti şi lamelibranhiate în cursul superior al Dunării, Rinului şi Ronului pun problema captărilor fluviatile care au avut loc în pliocen şi pleistocen între bazinele acestor fluvii (P. Steinmann, 1938; A. Thienemann, 1950). Prezenţa unor peşti reofili dunăreni în fluviul Vardar este explicată de P. Bănărescu (1960) prin captarea cursului superior al Moravei (afluent al Dunării) de către Vardar, captare care de altminteri nu ştim să fi fost dovedită pe baza unor cercetări geomorfologice. Th. Arldt (1915) explică răspîndirea actuală a peştilor Africii, iar S. L. Hora (1937, 1949) pe cea a peştilor Indiei şi Asiei Centrale prin diversele captări de rîuri care s-au succedat în regiunile respective.

Dar legături între bazine fluviatile s-au stabilit nu numai prin captări (care au afectat mai ales sau exclusiv cursul superior), ci şi prin unirea cursului inferior al fluviilor în glacial, cînd nivelul mării era mult mai coborît. S-au putut urmări canioanele submarine, care reprezintă vechile cursuri ale rîurilor, constatîndu-se, de exemplu, că Tamisa era afluentul Rinului, că unele rîuri din nordul Franţei erau afluenţi ai Senei, că rîul Kapuas din vestul insulei Kalimantan (Borneo) se unea cu Musi şi cu alte rîuri din estul Sumatrei, iar rîurile din sudul Kalimantanului cu cele din nordul Javei. Actuala răspîndire a peştilor şi moluştelor se explică bine prin aceste legături pleistocene dintre rîuri; de exemplu ihtiofauna rîului Kapuas este foarte asemănătoare cu cea a rîurilor din estul Sumatrei, dar diferă destul de mult de cea a rîului Makahan din estul Kalimantanului (L. F. de Beaufort, 1951) (fig. 3).

Evoluţia faunelor lacurilor constituie una dintre cele mai pasionante probleme zoogeografice şi este de aceea foarte important să se cunoască vechimea lacului respectiv, întinderea sa în trecut, vechile sale legături atît cu reţeaua fluviatilă, cît şi eventual cu marea, faptul dacă lacul a fost tot timpul unitar sau în anumite perioade a fost fragmentat în mai multe bazine (aşa cum a fost cu Victoria din Africa, spre deosebire de Tanganyika şi Nyasa) şi dacă adîncimea sa a variat. Rezolvarea ultimei probleme necesită cunoaşterea mişcărilor pe verticală, care au afectat întreaga regiune înconjurătoare.

Pentru a reconstitui evoluţia faunelor marine şi de apă dulce, se cere cunoaşterea gradului de salinitate a mărilor din trecut. Se ştie că o mare puternic îndulcită este pentru fauna marină o barieră tot atît de

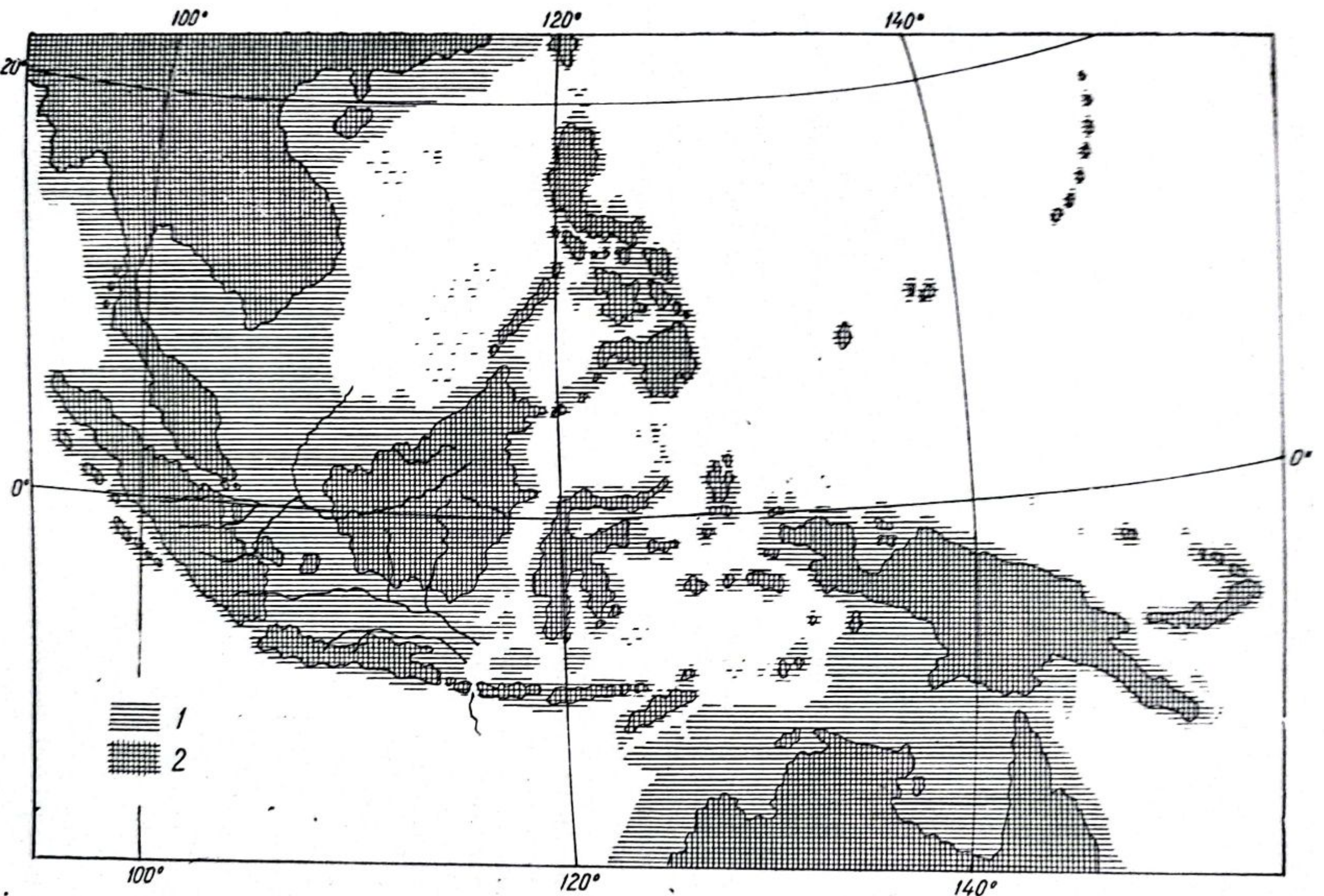


Fig. 3. — Platforma Sundelor în timpul regresiunii marine pleistocene și vechile legături fluviatile; n-au existat legături între insulele Bali și Lombok, nici între insula Kalimantan (Borneo) și Celebes (linia lui Wallace). *1*, Regiune exondată în pleistocen; *2*, uscat actual (după G. de L a t t i n, 1967, modificat).

serioasă ca şi un uscat şi, din contră, permite răspîndirea faunei dulcicole. C. Kosswig şi F. Battalgil (1942) au arătat că fauna dulcicolă de tip ponto-caspic a pătruns în cursul inferior al Mariţei şi al celorlalte fluvii din sudul Mării Egee şi din nord-vestul Anatoliei prin Marea Neagră complet dulce la sfîrşitul pliocenului — începutul pleistocenului, precum şi prin vechiul fluviu Egeopotamos, care ducea apele acestei mări spre Egeea.

Pentru a determina vechimea faunelor montane, este necesar să cunoaştem nu numai vechimea cutărilor care au dat naştere iniţial munţilor respectivi, ci şi mişcările de înălţare şi peneplenizare la care ei au fost supuşi ulterior.

Erupţiile vulcanice puternice sînt considerate cauze ale dispariţiei faunei de pe mari suprafeţe; de aici, necesitatea de a data erupţiile mai importante şi de a preciza extensiunea lor. Poate cele mai puternice erupţii au fost cele care au afectat India peninsulară (Decanul) de la sfîrşitul cretaciculului pînă după începutul eocenului, cînd circa 20 000 de mile ^{2} (circa 51 800 km^2) au fost acoperite cu materialul vulcanic provenit din aceste erupţii, material care a atins grosimea de 6 000 de picioare (circa 2 000 m).

Se înţelege ce efecte catastrofale au avut aceste erupţii asupra faunei; ele sînt probabil cauza marii rarităţi în fauna Indiei a elementelor gondwaniene, comune cu Africa, Australia etc.

De un deosebit interes pentru zoogeografie este cunoaşterea climatului din trecut. De această problemă se ocupă o ramură specială a paleogeografiei, *paleoclimatologia*.

Pentru determinarea climatului diverselor perioade se recurge atît la documente geologice, respectiv petrografice (morenele şi alte urme glaciare, loessul etc. indică un climat rece, respectiv de stepe periglaciare; depozitele de sare, lateritele, bauxitele un climat cald şi arid etc.), cît şi la documente paleontologice (recifi coralieri etc.). Cu cît ne apropiem mai mult de perioada actuală, cu atît creşte valoarea documentelor paleontologice pentru paleoclimatologie.

Vechea părere, după care în trecut domnea un climat cald şi uniform pe tot globul, a fost de mult abandonată. Astăzi se ştie că au existat dintotdeauna zone climatice paralele cu ecuatorul; mulţi cercetători admit că s-au schimbat poziţia polilor şi a ecuatorului, precum şi înclinarea axei polilor. Dar, deşi zone climatice au existat totdeauna şi spre poli a fost totdeauna mai rece, temperatura generală a globului a variat în decursul timpului şi la fel au variat şi deosebirile dintre climatul zonei calde şi al celei reci. Este foarte verosimil ca glacialele şi interglacialele să fi fost determinate, în afară de o deplasare a polilor, de încălzirea şi răcirea generală a globului. A. Cailleux (1950, citat de R. Furon, 1958) face o remarcă sugestivă: unei creşteri a intensităţii radiaţiei solare cu 20% i-ar corespunde o ridicare a temperaturii cu 6° la ecuator, cu 7° la latitudinea 60°N şi cu 13° la pol; deci, în zona caldă şi chiar în cea temperată ar fi fost doar cu puţin mai cald decît în prezent, însă calota glacială s-ar fi redus foarte mult.

Întreaga răspîndire geografică actuală a animalelor, îndeosebi din zonele temperate, se resimte încă foarte puternic de pe urma glaciaţiilor pleistocene. R. Furon (1941, 1958) constată că aceste glaciaţii au întrerupt brusc un proces evolutiv care a durat aproape fără tulburări în tot cursul neozoicului. Glaciaţia pleistocenă, respectiv alternanţele dintre glaciale şi interglaciale, şi oscilaţiile termice de mai mică amploare care au succedat glaciaţiei würmiene şi care se continuă şi în zilele noastre sînt fenomene bine studiate, iar datarea lor în timp se face cu mare exactitate. Caracterul ciclic al oscilaţiilor climatice este bine cunoscut: variaţia periodică a activităţii solare depinde de o serie de cicluri (de 11, 22, 35, 77 ... 1 400 de ani), care determină variaţiile climatice care au loc în zilele noastre sau au intervenit în cursul perioadei istorice, iar axa polilor descrie, în curs de 26 000 de ani, un con în spaţiu. Oscilaţia axei polilor este considerată principala cauză a alternanţei glacialelor şi interglacialelor.

Rămîne inexplicabil cum a fost posibil ca, în cursul unei perioade de timp atît de lungi ca neozoicul (circa 25 de milioane de ani), climatul să fie la început aproape constant, apoi să scadă foarte lent şi în orice caz continuu, pentru ca în numai un milion de ani, cît a durat pleistocenul, să aibă loc atîtea şi atît de puternice modificări climatice de sens contrar.

Modificările climatice din trecut au afectat nu numai temperatura, ci şi umiditatea. Se ştie bine că alternanţei dintre glaciale şi interglaciale i-a corespuns, în zona ecuatorială şi mai ales în Africa, alternanţa dintre pluviale şi interpluviale, care a influenţat extrem de puternic răspîndirea faunei terestre şi a celei de apă dulce.

ECOLOGIA

Faptul că răspîndirea geografică a animalelor depinde în foarte mare măsură de cerinţele lor ecologice, inclusiv de posibilităţile lor de răspîndire, este îndeobşte cunoscut. Problema a fost tratată îndeosebi în lucrările clasice ale lui Fr. Dahl (1921–1922, 1925) şi R. Hesse (1924; vezi şi R. Hesse, W. C. Allee, K. P. Schmidt, 1951), care au pus bazele zoogeografiei ecologice. Nenumărate lucrări speciale apărute ulterior au tratat cazuri concrete de interdependenţă între areal şi ecologie la specii aparţinînd celor mai diverse grupuri de animale, iar toate lucrările generale sau manuale de zoogeografie consacră cîte un capitol special bazelor ecologice ale zoogeografiei, analizează importanţa diverşilor factori de mediu etc. (R. Jeannel, 1942; R. Furon, 1958; G. de Lattin, 1967 etc.); de aceea nu vom relata decît unele aspecte, în genere mai puţin puse la punct, ale relaţiilor dintre cele două discipline.

Toţi taxonii, ca şi speciile, au şi anumite caracteristici ecologice, pe lîngă cele morfologice, fiziologice şi genetice. Diferenţierea ecologică începe să se manifeste o dată cu răspîndirea speciei pe un areal mai vast

şi cu începutul diferenţierii în rase geografice. În genere, cînd o specie se răspîndeşte, ea caută să se stabilească peste tot în biotopuri cît mai asemănătoare celor din locul de origine. Urmărind o specie pe întregul său areal, care uneori este foarte vast, te impresionează faptul că, în condiţii adesea destul de diferite, specia ocupă aceeaşi nişă ecologică. Dar acestei uniformităţi ecologice specifice i se adaugă cîteva deosebiri fine, uneori abia sesizabile : preferinţe pentru temperaturi uşor diferite, un mic decalaj al epocii sau temperaturii de reproducere etc. Tocmai aceste mici deosebiri ecologice sînt cele care permit desăvîrşirea fenomenului de speciaţie ; cînd două specii înrudite, formate prin izolare geografică, reajung în contact, ele pot coexista fără să se hibridizeze sau fără să se elimine una pe cealaltă, numai dacă există unele mici deosebiri ecologice (este suficient, de exemplu, un decalaj al epocii de reproducere sau o altă hrană de bază).

Între speciile simpatrice ale unui gen există totdeauna deosebiri ecologice, care tocmai ele permit coexistenţa speciilor [3]. Dar, pe lîngă deosebiri, ele au o serie de trăsături ecologice comune, care le deosebesc de speciile altor genuri. Putem lua un exemplu din fauna peştilor rîurilor noastre, şi anume cele patru specii de porcuşori (genul *Gobio*). Aceste specii diferă între ele ecologic îndeosebi prin preferinţele categorice pentru anumite viteze ale apei ; de aceea, în fiecare porţiune dintr-un rîu domină una singură dintre ele ; în majoritatea localităţilor nu coexistă decît două dintre ele, iar toate patru nu se întîlnesc în aceeaşi staţiune decît excepţional, şi atunci nu exact pe aceeaşi porţiune a rîului. În ciuda acestor deosebiri ecologice, există unele trăsături comune : toate patru sînt specii mici, care trăiesc pe fund, ghidîndu-se în căutarea hranei cu ajutorul mustăţilor şi hrănindu-se cu perifiton şi cu infaună. Nici un alt peşte de la noi nu are aceste caractere ecologice şi de aceea cele patru specii de *Gobio* ocupă acelaşi loc în economia biologică a rîului, fiecare din ele însă în altă zonă.

În cadrul fiecărui grup de animale există tendinţa de a se diversifica cît mai mult şi din punct de vedere ecologic. Această tendinţă este stăvilită de faptul că fiecare nişă ecologică (loc în biocenoză, respectiv în economia naturii) este ocupată de o specie deja bine adaptată nişei respective. Aceasta face ca în majoritatea faunelor bogate fiecare familie şi gen să fie reprezentate prin specii oarecum asemănătoare ecologic. În schimb, în faunele sărace în specii (şi mai ales în taxoni superiori), specii relativ înrudite prezintă cele mai variate adaptări. Fenomenul este foarte bine pronunţat la două familii de păsări : drepaniidele din arhipelagul Hawaii şi geospizidele din Galapagos. În ceea ce priveşte adaptările lor variate, reprezentanţii acestor două familii se aseamănă morfologic cu cei ai altor familii şi chiar ordine de păsări din restul lumii : atît între drepaniide, cît şi între geospizide există specii granivore, unele frugivore sau insectivore, altele consumatoare de polen etc.

---

[3] Se ştie că două specii avînd exact aceleaşi cerinţe ecologice nu pot coexista, deoarece una dintre ele, şi anume aceea care ar avea un avantaj cît de mic, ar înlocui-o destul de repede pe cealaltă.

O problemă importantă este aceea dacă speciile și îndeosebi taxonii supraspecifici își păstrează în decursul perioadelor geologice caracteristicile ecologice, în special preferințele climatice, sau și le pot schimba. Datele cele mai numeroase în privința aceasta se referă la genurile de mamifere care în decursul neogenului au trăit pe emisfera nordică. Unele genuri, cum este, de exemplu, *Hippopotamus*, au fost totdeauna tropicale; altele, *Elephas*, *Rhinoceros* și *Panthera*, au avut specii de climă tropicală și specii adaptate climatului rece. Dintre speciile care suportă mari variații climatice (specii euriterme) fac parte tigrul (*Panthera tigris*) și puma (*P. concolor*).

Unele grupe arhaice de animale, care în trecut trăiau și în zona tropicală (sau exclusiv în aceasta), sînt actualmente localizate în zona temperată și în cea rece; în schimb, nu se cunosc grupe care să fi fost de climă rece și să fi devenit ulterior tropicale (capitolul al V-lea).

Există o tendință, inițială de W. Reinig în 1938, de a acorda o mai mare atenție criteriului ecologic în zoogeografia istorică și regională. În cadrul celor trei biocicluri se recunosc biochore (G. de Lattin, 1967) determinate ecologic (litoral, pelagial și abisal în cadrul faunei marine, arboreal, eremial și oreotundral în cadrul celei terestre)[4], iar unitățile zoogeografice regionale sînt tratate separat în cadrul fiecărei biochore. Am arătat anterior și vom insista în capitolul al IV-lea asupra concordanței dintre punctul de vedere istoric și cel ecologic în delimitarea elementelor și complexelor faunistice.

FITOGEOGRAFIA

Nici o altă disciplină nu prezintă atîtea puncte comune cu zoogeografia ca fitogeografia, studiul repartiției geografice a plantelor. Problemele ambelor științe sînt în fond comune, deoarece răspîndirea plantelor are aceleași cauze, ecologice și istorice, ca cea a animalelor. Faptul că mijloacele de răspîndire diferă în oarecare măsură în regnul animal și în cel vegetal, că răspîndirea plantelor este în mai strînsă dependență de condițiile ecologice, în special de chimismul solului, decît cea a animalelor nu justifică separarea zoogeografiei de fitogeografie; și în cadrul regnului animal posibilitățile de răspîndire diferă puternic de la grup la grup și chiar de la specie la specie și există, pe lîngă animale destul de independente de condițiile de mediu, și multe specii a căror dependență față de aceste condiții este aproape tot atît de pronunțată ca la plante.

Foarte multe probleme sînt comune zoo- și fitogeografiei; aceleași tipuri de răspîndire se observă la specii și genuri din ambele regnuri (circum-mediteranean, euro-siberian, holarctic, africano-brazilian, circumantarctic etc.) și ele sînt explicate atît de zoologi, cît și de botaniști în același mod,

[4] După cum se va arăta în capitolul al VIII-lea, nu sîntem de acord cu cele două biochore pe care le deosebește G. de Lattin în cadrul faunei dulcicole.

respectiv prin aceleaşi teorii. Refugiile glaciale şi căile de populare postglacială au fost aceleaşi atît pentru faună, cît şi pentru floră. Teoria punţilor intercontinentale, teoria translaţiei continentelor etc. au fost invocate în egală măsură pentru răspîndirea unor grupe de plante şi de animale. O serie de lucrări de sinteză ale unor biogeografi (ne referim în primul rînd la zoogeografi) tratează, în cadrul aceloraşi probleme, răspîndirea atît a unor taxoni animali, cît şi a unora vegetali; astfel Th. Arldt (1907, 1938) include familiile de plante din fiecare regiune zoogeografică în aceleaşi „straturi" ca şi familiile de animale; după W. Reinig (1938), deplasările cuaternare ale faunelor şi florelor pe emisfera nordică au fost aceleaşi; tratînd problemele elementelor faunistice comune extremităţilor sudice reci ale continentelor, Ph. Darlington (1865) expune detaliat şi genul de copaci *Nothofagus* (exact aceleaşi probleme le pune şi un gen de conifere: *Araucaria*). Regiunile zoogeografice terestre, pe care le vom prezenta în capitolul al IV-lea, corespund în cea mai mare parte regiunilor admise de fitogeografi, cu două excepţii: regiunii faunistice orientale şi celei mai mari părţi din cea etiopiană le corespunde o singură regiune floristică, cea paleotropicală, pe cînd partea sudică, de climat temperat, a Africii, înglobată de zoogeografi în regiunea etiopiană, formează în fitogeografie o regiune floristică distinctă.

Există totuşi două deosebiri între zoogeografie şi fitogeografie: prima de natură subiectivă, a doua obiectivă.

După cum se va arăta în capitolul următor, la animalele cu reproducere încrucişată (practic, singurele de care se ocupă pînă în prezent zoogeografia), speciaţia are loc exclusiv sau aproape exclusiv prin izolare geografică; rezultă că arealele speciilor înrudite nou-născute sînt la început vicariante şi abia mai tîrziu pot ajunge să se suprapună. De aici, marea importanţă pe care o are în zoogeografie stabilirea speciilor vicariante şi faptul că nu există adevărate centre de formare a speciilor înrudite, în sensul de zone restrînse, în care să apară de la început un număr mai mare de specii dintr-un strămoş comun. Din contră, la unele grupe de plante superioare reproducerea are loc în mare măsură pe cale vegetativă, partenogenetică sau prin autofecundaţie, ceea ce permite şi apariţia bruscă de specii noi, prin macromutaţii, hibridizare, poliploidie etc. şi în mare măsură pe cale simpatrică (fără izolare geografică). Problema speciilor vicariante nu are deci în fitogeografie o importanţă chiar atît de mare ca în zoogeografie. Remarcăm însă că şi în lumea plantelor superioare grupele cu reproducere sexuată şi încrucişată sînt utilizate de fitogeografi în mult mai mare măsură decît grupele apomictice sau partenogenetice [5]; noţiunea de subspecie a luat şi în botanică acelaşi sens (de rasă geografică) ca în zoologie şi există tendinţa de a se renunţa la varietăţi, forme etc. Punctul

---

[5] Sub acest aspect, ar fi foarte important ca fitogeografii să-şi pună problema în ce măsură răspîndirea speciilor şi a taxonilor vegetali supraspecifici, la care reproducerea este exclusiv sexuată şi încrucişată, diferă de cea a speciilor şi taxonilor cu reproducere vegetativă, apomictică etc.

de vedere al fitogeografilor se apropie astfel tot mai mult de al zoogeografilor.

Zoogeografia studiază în primul rînd răspîndirea speciilor şi a taxonilor supraspecifici; zoogeografia biocenotică este încă slab dezvoltată şi chiar autorii care studiază răspîndirea faunelor în ansamblu le privesc pe acestea mai mult ca ansambluri de specii cu aceeaşi răspîndire şi origine decît ca asociaţii de specii legate între ele ecologic şi formînd zoocenoze. Fitogeografia studiază şi ea în primul rînd răspîndirea speciilor şi taxonilor; dar ea se îmbină cu geobotanica, studiul asociaţiilor vegetale, ceea ce a făcut ca fitogeografii să se ocupe şi cu răspîndirea în spaţiu şi timp a asociaţiilor. La aceasta a contribuit şi faptul că asociaţiile vegetale sînt mai bine închegate decît cele animale, iar un botanist poate determina singur toate speciile de plante superioare ale unei asociaţii, pe cînd specializarea îngustă a zoologilor nu permite aceasta.

Fitogeografii au avantajul de a putea studia, în mod direct, istoria asociaţiilor vegetale, cel puţin pentru perioadele apropiate: metoda analizelor polinice permite să se stabilească raportul cantitativ dintre specii, deci componenţa exactă a asociaţiei. Paleozoologia este încă departe de a oferi ceva similar; este adevărat că se poate vorbi de asociaţii de animale fosile, în sensul că bogăţia de exemplare în anumite depozite permite să ne dăm seama că unele specii trăiau împreună şi că unele erau mai abundente decît altele; dar în aceste depozite este reprezentat în genere un singur grup de animale sau puţine grupe (mai des mamifere sau moluşte), aşa încît nu putem şti ce alte specii nefosilizabile mai trăiau în asociaţia respectivă, iar proporţia dintre specii nu poate fi stabilită.

Tendinţa care se manifestă în ultimele două decenii în zoogeografia regională şi istorică, de a grupa în aceleaşi complexe sau cercuri de elemente faunistice speciile avînd atît origine şi răspîndire, cît şi ecologie comune, precum şi importanţa tot mai mare pe care o au în zoogeografia terestră nevertebratele, îndeosebi insectele, mai legate decît vertebratele de formaţiunile vegetale, marchează o apropiere de punctul de vedere fitogeografic. Dacă cele două discipline rămîn totuşi distincte, aceasta se datoreşte în primul rînd insuficientei cunoaşteri de către zoogeografi a fitogeografiei şi invers.

F. A. Schilder (1956) mai constată şi o altă deosebire între cele două discipline: zoogeografia se ocupă atît cu animalele terestre, cît şi cu cele marine şi de apă dulce, pe cînd fitogeografia numai cu plantele terestre, mai puţin cu cele dulcicole şi marine. Aceasta se datoreşte faptului că în mediul terestru domină categoric plantele, pe cînd în cel acvatic animalele. Însă probleme de biogeografie pun şi plantele marine, îndeosebi algele litorale, cu deosebirea că acestea nu au fost încă abordate; dezvoltarea fitogeografiei marine rămîne o sarcină a viitorului. De altminteri, chiar în zoogeografie cercetările referitoare la domeniul terestru au pînă în prezent o pondere mai mare decît cele referitoare la domeniul marin, cu toate că ultimul este mult mai extins.

GEOGRAFIA FIZICĂ

Deşi ştiinţă în mare parte geografică, zoogeografia apelează mai puţin la geografia fizică, luată ca ştiinţă, decît la disciplinele amintite pînă în prezent. Evident, cînd studiază şi interpretează răspîndirea unui taxon sau cînd trasează pe hartă un areal, zoogeograful trebuie să cunoască destul de amănunţit regiunea respectivă. Se cer mai degrabă date geografice brute — traseul cursurilor de apă, înălţimea munţilor, limita formaţiunilor vegetale, traseul anumitor izoterme sau izohigre etc. — decît cunoştinţe ştiinţifice de geografie fizică. Se cere îndeosebi o bună documentaţie cartografică.

Dintre disciplinele ajutătoare ale geografiei fizice, zoogeografia apelează îndeosebi la climatologie. Datele climatice servesc însă în primul rînd ecologia, iar zoogeograful ia cunoştinţă de ele prin intermediul ecologiei. La fel, datele de oceanologie fizică sînt în zoogeografia marină un auxiliar tot atît de preţios ca şi cele de climatologie propriu-zisă în zoogeografia terestră ; dar, la fel, zoogeograful consideră datele de oceanologie fizică drept date ecologice, iar legătura dintre cele două discipline se face prin intermediul ecologiei.

CAPITOLUL 2

Bazele geografice ale speciaţiei la animale

VARIAŢIA GEOGRAFICĂ ŞI SPECIAŢIA

Una dintre problemele de bază ale zoogeografiei este reconstituirea evoluţiei şi răspîndirii faunelor şi a elementelor lor constitutive, respectiv a speciilor. Mecanismul speciaţiei [6] prezintă deci cel mai mare interes pentru zoogeografi, ţinînd seama mai ales de faptul că speciaţia este în primul rînd un fenomen geografic.

În ultimele decenii s-au făcut mari progrese în studiul mecanismelor speciaţiei, astfel încît fenomenul este actualmente mai bine cunoscut decît multe alte probleme ale evoluţiei.

La animalele cu sexe separate, speciaţia începe în majoritatea, dacă nu în totalitatea cazurilor, cu apariţia de deosebiri între reprezentanţii aceleiaşi specii din diversele părţi ale arealului. Este fenomenul variaţiei geografice, care a fost remarcat de unii naturalişti încă din perioada predarviniană (ornitologul C. L. Brehm, tatăl cunoscutului A. Brehm, a folosit chiar termenul de subspecie în sensul actual încă din 1831). O. Kleinschmidt în 1926 şi mai ales B. Rensch în 1929 au arătat că fenomenul variaţiei geografice este aproape general în lumea animală şi că rasele geografice sînt specii în devenire. S-a considerat însă în această etapă a cercetărilor că diferenţele care se manifestă între exemplarele aparţinînd diverselor rase geografice ale unei specii sînt determinate de influenţa directă a mediului, în sens lamarckist; de aici, o neîncredere reciprocă între sistematicienii partizani ai teoriei raselor geografice şi geneticienii care considerau, pe drept cuvînt, mutaţiile drept unica sursă de variaţie nereversibilă, evolutivă. S-a constatat însă destul de repede că variaţia geografică are o bază genetică. Însuşi B. Rensch, care în 1929 considera rasele geografice ca apărute sub influenţa directă a mediului, arată cîţiva ani mai tîrziu că diferenţele morfologice dintre reprezentanţii acestor rase sînt de natură genetică.

Baza mecanismului speciaţiei la animalele cu reproducere sexuată încrucişată este existenţa de populaţii mai mult sau mai puţin izolate

[6] Termenul de speciaţie, de origine engleză, a început să fie adoptat în ultimul deceniu şi în limba română şi este preferabil parafrazei „formarea speciilor", mai ales că el a fost adoptat şi în franceză şi chiar în germană („Speziation", alături de „Artbildung").

între ele. În cadrul unei populații, un individ oarecare are șanse egale de încrucișare cu oricare individ de sex opus. Cu excepția gemenilor monoovulari, nu există într-o populație doi indivizi perfect identici între ei din punct de vedere genetic; însă proporția diferitelor mutante este, în linii mari, constantă în cadrul populației, variind între populațiile aceleiași specii. Între populațiile vecine are loc, în lipsa unei izolări geografice perfecte, de exemplu printr-o barieră foarte eficace, un schimb permanent de indivizi și deci de gene („gene flow"), astfel încît o mutație apărută într-o populație tinde să se răspîndească și în populațiile vecine și, din aproape în aproape, pe întreg arealul speciei. Schimbul permanent de indivizi și gene este factorul care menține unitatea speciei. El nu duce însă la uniformizarea genetică a speciei atît prin faptul că afectează un număr redus de indivizi, cît mai ales prin aceea că fiecare populație trăiește în alte condiții de mediu și deci și selecția acționează diferit. O mutantă care este avantajoasă într-un anumit biotop tinde să devină, grație selecției, dominantă în populația respectivă. Datorită schimbului de indivizi, mutanta respectivă se răspîndește și în populațiile vecine, dar aici, nemaifiind avantajoasă, este eliminată treptat și, dacă totuși nu dispare complet și se menține într-un procentaj scăzut, aceasta se datorește aportului permanent de gene din alte populații, respectiv din cele în care mutanta este avantajoasă.

Populația este unitatea evolutivă fundamentală. O dată cu descoperirea mutațiilor, s-a crezut că o specie nouă poate să apară printr-o singură mutație puternică („macromutație"). Aceasta este posibilă în cazul plantelor și animalelor cu înmulțire vegetativă, asexuată sau cu posibilități de autofecundare: mutația odată apărută se transmite întocmai la toți descendenții, iar aceștia, avantajați de selecție, devin numeroși și reprezintă o specie nouă [7]. Însă în cazul marii majorități a animalelor, cele cu sexe separate și cu reproducere sexuată (ca și al plantelor cu înmulțire obligatoriu încrucișată), individul la care a apărut o mutantă se încrucișează obligatoriu cu un individ de sex opus lipsit de mutanta respectivă sau, dacă mutanta este atît de puternică încît încrucișarea este imposibilă, purtătorul ei piere fără a da descendenți. Prin încrucișare, mutanta este transmisă generațiilor succesive conform legilor lui Mendel, cu alte cuvinte este vărsată în fondul genetic comun al populației respective. Dacă este favorizată de selecție, mutanta poate ajunge dominantă sau chiar exclusivă într-o populație sau într-o serie de populații vecine. Se cunosc asemenea cazuri, mai ales cînd este vorba de mutante cu efect genotipic puternic, care pot fi detectate ușor fără a se recurge la analiza genetică. De exemplu gasteropodul *Fraticicola lantzi* din munții Asiei Centrale are în genere cochilia dextră; pe valea rîului Issik însă, 96% din exemplare au cochilia senestră, iar pe văile vecine se întîlnesc exemplare cu cochilie senestră în proporție de 5–10% (fig. 4); pe văile mai depărtate, toate exemplarele sînt dextre (T s v e t k o v, 1938, citat de H. L ü e r s și H. U l r i c h,

[7] De fapt, datorită lipsei criteriului obiectiv în delimitarea speciilor — izolarea reproductivă —, problema granițelor dintre specii este extrem de dificilă la aceste organisme.

1959). Este evident că mutanta care determină cochilia senestră a apărut pe valea Issîk, unde prezintă probabil anumite avantaje selective și de aceea s-a substituit aproape complet formei „normale", dextre, a speciei. În celelalte văi este avantajată forma dextră, iar existența de exemplare senestre în văile vecine cu Issîkul se datorește pătrunderii continue de indi-

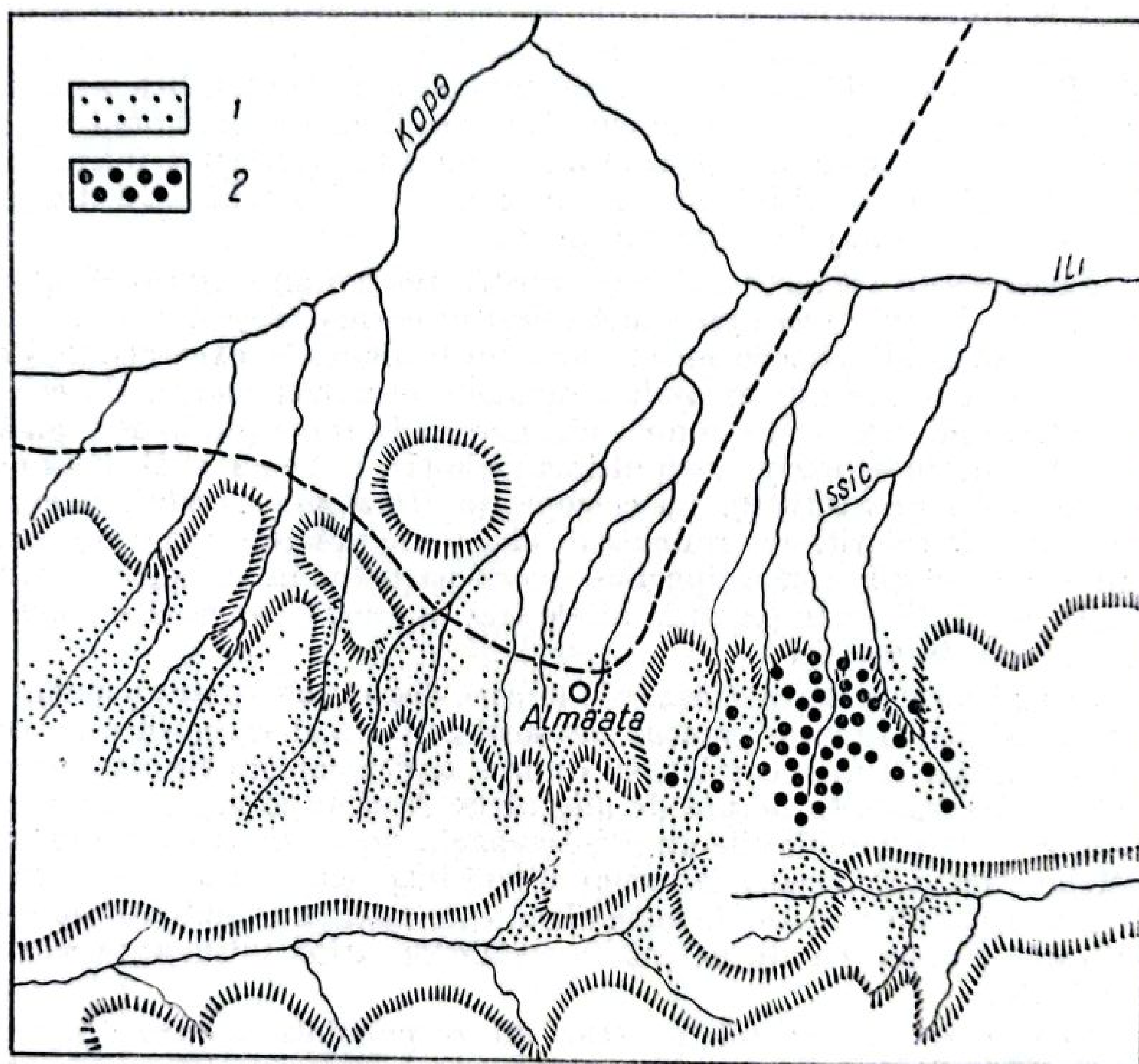


Fig. 4. — Răspîndirea mutantei senestre a gasteropodului *Fraticicola lantzei* în valea Issîk și văile vecine din Asia Centrală. *1*, Forma normală, dextră a speciei; *2*, mutanta senestră (după H. Lüers și H. Ulrich, 1959).

vizi din această vale; la fel, prezența în proporție de 4% de indivizi decștri în valea Issîk se datorește probabil aportului de indivizi și gene din populațiile limitrofe.

Un caz similar este cel al formei melanice de hîrciog (*Cricetus cricetus*), caz deosebit de semnificativ, deoarece se cunoaște cu aproximație perioada în care s-a răspîndit mutanta ce determină această formă. La sfîrșitul secolului al XVIII-lea, naturalistul Lepeșin a observat că între rîurile

Kama și Belaia (estul părții europene a U.R.S.S.) există o proporție mare de hîrciogi melanici, care totuși nu erau în majoritate. Pieile de hîrciog fiind comercializate, vînzările lor sînt înregistrate și, pe baza registrelor, s-au urmărit creșterea proporției de exemplare melanice în zona Kama — Belaia (unde astăzi se întîlnesc aproape numai asemenea exemplare) și modul cum, în decursul a mai mult de un secol, mutanta s-a răspîndit treptat la limita nordică a arealului speciei spre vest, ajungînd să depășească Niprul (fig. 5) (H. Lüers și H. Ulrich, în G. Heberer, 1959). Faptul că mutanta s-a răspîndit numai în partea nordică a arealului se explică ușor prin acțiunea diferențială a selecției : hîrciogul fiind un animal de stepă, în zonele de stepă propriu-zisă este avantajată forma „normală", de culoare deschisă, pe cînd în zona de silvostepă, mai umedă și mai rece, este avantajată forma melanică.

La veveriță (*Sciurus vulgaris*) există trei mutante (gene alele) care determină coloritul : una determină coloritul normal, roșcat, iar alte două un colorit melanic. Genele melanizante se întîlnesc la exemplarele de la munte și din nord-estul arealului, în unele localități alături de cele cu gena coloritului roșcat ; în cîmpia din nordul Europei (de la Rin pînă la Niemen) se întîlnesc exclusiv cu ultima alelă (H. Lüers și H. Ulrich, în G. Herberer, 1959). La coleopterul *Harmonia axyridis* se cunosc patru tipuri de colorit, determinate de cîte o singură genă ; în componența diferitelor populații, aceste tipuri de colorit participă în proporție diferită : la unele populații toate patru la altele trei sau două, iar la alte populații un singur tip de colorit.

Și mai numeroase sînt cazurile în care deosebirile dintre populații se datoresc nu unei singure perechi sau unei serii de alele, ca în cele patru cazuri amintite, ci unei combinații de mai multe perechi de caractere alternative, determinate fiecare de alte alele. Așa, de exemplu rasele geografice, respectiv populațiile de *Pachycephala pectoralis* (pasăre din insulele Melaneziei și Polineziei apusene), diferă între ele prin 5 perechi de caractere opuse, determinate de gene alele, care apar în combinații diferite : gît alb sau galben, frunte neagră sau galbenă, aripă întunecată sau viu colorată etc.

În realitate, diferențele genetice dintre populații afectează aproape în toate cazurile un număr mare de caractere, dar majoritatea acestora nu pot fi detectate prin observații directe, ci doar prin cercetări genetice migăloase. Exemplele date mai sus se referă la caractere foarte evidente și care sînt cele folosite în mod curent de către sistematicieni. Foarte important este faptul că majoritatea mutantelor diferă între ele nu numai prin caractere morfologice, ci și (mai ales) prin caractere fiziologice, respectiv ecologice — grade diferite de termofilie, de higrofilie, diferențe ușoare în metabolism etc. Majoritatea genelor fiind pleiotrope, ele determină pe lîngă caractere morfologice, mai ușor de detectat, îndeosebi cînd este vorba de colorit, și caractere fiziologice, mai greu de observat, dar mult mai importante pentru viața animalului. Multe din caracterele morfologice observate de noi nu au în sine valoare selectivă diferită : de exemplu pre-

zenţa unor peri, a unei mici pete în plus etc. nu avantajează cu nimic pe purtătorii acestui caracter într-un biotop sau altul. Dar aceeaşi genă care a determinat caracterul morfologic, în fond neînsemnat, determină şi un caracter fiziologic, care avantajează pe purtător într-un anumit biotop, dezavantajîndu-l într-altul. Deosebirile care apar în componenţa genetică



Fig. 5. — Răspîndirea actuală a mutantei melanice la hîrciog (*Cricetus cricetus*) în cadrul arealului speciei (după H. Lüers şi H. Ulrich, 1959).

a diverselor populaţii ale aceleiaşi specii se datoresc tocmai deosebirilor fiziologice dintre purtătorii diverselor gene alele.

Cele spuse arată marea importanţă a populaţiei ca unitate evolutivă şi mod de existenţă a speciei, care în natură este reprezentată prin populaţii localizate în diferite biotopuri. Populaţia poate fi definită drept to-

talitatea indivizilor conspecifici care trăiesc într-un biotop sau localitate şi se încrucişează liber între ei. Dacă vrem să delimităm în mod concret populaţiile unei specii în natură, întîlnim cazuri foarte diferite. Unele specii sînt răspîndite insular, sub formă de colonii mai mult sau mai puţin izolate între ele, iar pe teritoriul intermediar specia lipseşte sau se întîlnesc doar indivizi răzleţi, în pasaj. În asemenea cazuri, fiecare colonie corespunde unei populaţii care este astfel bine delimitată, dar nu perfect izolată, deoarece permanent are loc un schimb de indivizi cu populaţiile vecine. Însă foarte adesea există teritorii vaste în care specia are o răspîndire mai mult sau mai puţin continuă. Indivizii care trăiesc spre periferia acestor teritorii nu au, practic, şanse să se încrucişeze cu cei de la periferia opusă; în schimb, indivizii situaţi în partea centrală a teritoriului se pot încrucişa şi între ei, şi cu cei de la periferia arealului. Într-o asemenea situaţie nu se poate vorbi de o singură populaţie, dar nici de două sau de mai multe populaţii între care să putem trasa o limită precisă; putem vorbi cel mult de o populaţie complexă. Într-o astfel de populaţie complexă, deşi între indivizii de la extremităţi nu poate avea loc încrucişarea, schimbul de gene din aproape în aproape este foarte activ şi se poate ajunge la o uniformizare a componenţei genetice. Se întîlnesc însă şi situaţii în care zona de răspîndire continuă a unei specii să fie atît de vastă şi în punctele depărtate ale acestei zone condiţiile ecologice (şi deci valoarea selectivă a diverselor genotipuri) să difere atît de mult, încît schimbul de gene să se efectueze intens doar pe spaţii restrînse ale zonei, iar componenţa genetică a micropopulaţiilor locale situate la oarecare distanţă între ele, dar făcînd totuşi parte din zona de răspîndire continuă a speciei, să difere destul de mult. Una din condiţiile ca un asemenea fenomen să aibă loc este ca indivizii speciei să se deplaseze pe distanţe scurte. Un caz evident ni-l oferă o specie de peşti din ţara noastră, *Sabanejewia aurata*, care are o răspîndire continuă în rîurile pietroase şi nisipoase, de la munte pînă la gurile Dunării. Deosebirile morfologice (şi, evident, genetice) dintre populaţiile din cursul superior al Mureşului (între Topliţa şi Reghin) şi cel mijlociu şi inferior sînt atît de mari, încît ele sînt atribuite unor subspecii distincte: *radnensis* (cursul superior) şi *balcanica* (cel inferior şi mijlociu). Însă specia are o răspîndire continuă în rîul Mureş, iar între cele două subspecii trecerea este şi ea continuă. De asemenea, în cursul inferior al multor rîuri din Banat şi Crişana are loc o trecere gradată între subspecia *balcanica* din cursul mijlociu şi *bulgarica* din Dunăre şi Tisa; şi în aceste rîuri, răspîndirea speciei este neîntreruptă (P. Bănărescu, 1966).

Componenţa genetică a unei populaţii depinde de doi factori antagonişti: selecţia sub influenţa factorilor locali de mediu, care favorizează unele mutante şi defavorizează pe altele, şi aportul de indivizi din populaţiile vecine, care introduc alte gene. Acest antagonism este puternic îndeosebi în cazul cînd populaţiile vecine între care are loc schimbul de indivizi trăiesc în condiţii de mediu diferite, selecţia căutînd să diferenţieze populaţiile, iar schimbul de gene să le uniformizeze. De cele mai multe ori însă, populaţiile vecine trăiesc în condiţii destul de asemănătoare,

astfel încît selecția acționează în același sens în ambele; rezultatul este o asemănare genotipică, pe care schimbul de gene o accentuează și mai mult. De aceea, în cadrul arealului unei specii se recunosc grupe de populații vecine și distribuite pe teritorii cu condiții asemănătoare de mediu ai căror indivizi se aseamănă între ei genetic și morfologic, diferind de alte grupe asemănătoare de populații. O asemenea grupare de populații vecine și asemănătoare (uneori practic identice din punct de vedere morfologic) se numește *subspecie* sau *rasă geografică* (acești doi termeni fiind sinonimi).

Populația este o unitate evolutivă și are o existență reală; dar, pe lîngă dificultatea practică de a trasa limita dintre majoritatea populațiilor conspecifice, indivizii aparținînd populațiilor vecine sînt atît de asemănători morfologic, încît nici un zoolog sistematician nu îi poate distinge. Populația nu este deci o unitate taxonomică. În schimb, orice sistematician poate, pe baza caracterelor morfologice, să recunoască cu ușurință cărei subspecii îi aparține, dacă nu orice individ, cel puțin orice serie de indivizi din aceeași subspecie [8]. Astfel, subspecia este o unitate taxonomică, dar nu evolutivă, deoarece selecția nu acționează asupra subspeciei în ansamblu, ci asupra diverselor populații separat.

În delimitarea practică a subspeciilor există aceeași dificultate ca în cazul delimitării populațiilor: imposibilitatea de a trasa, de cele mai multe ori, o limită precisă. Indivizii aparținînd populațiilor situate la limita dintre două subspecii au caractere intermediare; ei se numesc *intergrade*, iar teritoriul sau acvatoriul ocupat de asemenea populații intermediare (intergradante) se numește *zonă de intergradare*. De multe ori, trecerea este atît de gradată, încît nu numai că nu putem trasa spre mijlocul zonei de intergradare o limită aproximativă între cele două subspecii, dar nici măcar nu putem trasa limita dintre teritoriul în care subspecia se prezintă în stare „pură" și zona de intergradare. În cazurile în care variația caracterelor este atît de continuă și de gradată încît nu se poate trasa nici un fel de limită între subspecii și forme intergradante, se vorbește despre *variație clinală*.

O și mai mare dificultate rezultă din așa-zisa *variație independentă a caracterelor*. În majoritatea cazurilor, subspeciile diferă între ele nu printr-un singur caracter, ci prin mai multe: talie, colorit (respectiv coloritul diverselor părți ale corpului), raportul dintre dimensiuni, numărul de vertebre, de solzi ori scuturi etc. Toate aceste caractere diferențiale depind fiecare de alte perechi sau serii de gene alele și de aceea variază independent; limita dintre două subspecii într-o anumită zonă se poate trasa pe baza unui anumit caracter, în alte zone pe baza altor caractere. Din aceasta rezultă că aceeași populație poate fi atribuită pe baza unui caracter unei subspecii, iar pe baza altui caracter altei subspecii.

Aspectul variației geografice a speciilor, respectiv structura speciei, diferă deci foarte mult și practic nu există două specii cu aceeași structură.

---

[8] Aceasta deoarece caracterele prin care diferă între ele subspeciile sînt, în multe cazuri, nu absolute, ci statistice.

E. Mayr (1963) distinge trei tipuri principale de variaţie geografică a speciei, mai bine zis de elemente structurale ale speciei, întrucît pe cuprinsul arealului aceleiaşi specii variaţia geografică poate îmbrăţişa forme diferite.

1. **Variaţia clinală.** Între populaţiile vecine există deosebiri mici, care se accentuează în mod gradat în aceeaşi direcţie, de aceea este foarte dificil, practic imposibil, să delimităm subspecii, mai ales prin faptul că variaţia clinală a fiecărui caracter poate fi independentă de cea a celorlalte, neavînd loc nici o suprapunere între variaţia diverselor caractere. Acest tip de variaţie se întîlneşte îndeosebi la speciile terestre continentale şi la cele marine bentonice, anume la speciile cu răspîndire continuă în ale căror areale nu există bariere, iar condiţiile de mediu se schimbă şi ele treptat.

2. **Izolatul geografic.** Subspeciile sînt bine delimitate între ele, adesea prin bariere greu de trecut, iar în cadrul fiecărei subspecii indivizii se aseamănă mult între ei (aceasta îndeosebi cînd subspeciile au areal mic, constînd uneori dintr-o singură populaţie). Uneori, deosebirile dintre subspecii sînt atît de categorice, încît pot fi dubii dacă este cazul să le considerăm subspecii sau chiar specii distincte. Un asemenea tip de variaţie se întîlneşte la speciile cu răspîndire discontinuă şi între subspeciile al căror schimb de gene este foarte redus sau chiar nul (specii insulare, lacustre, alpine etc.).

3. **Zone de intergradare.** Specia constă din subspecii destul de bine caracterizate şi care prezintă, pe suprafeţe relativ mari, o uniformitate destul de pronunţată, iar la limita dintre aceste subspecii există zone de intergradare ocupate de populaţii alcătuite din indivizi cu caractere intermediare. Acest tip de variaţie geografică se întîlneşte mai ales în regiuni continentale în care fie că există unele bariere relative ce îngreuiază, fără a împiedica total, schimbul de indivizi şi gene, fie că există o uniformitate relativă a condiţiilor de suprafeţe destul de extinse, separate de zone în care aceste condiţii se schimbă destul de brusc. Intergradaţia poate fi primară (pe măsură ce o specie îşi extinde arealul, se formează populaţii pe care selecţia le adaptează condiţiilor de mediu, iar la limita dintre regiuni cu condiţii diferite pe de o parte, sînt, favorizate exemplarele cu caractere intermediare, pe de altă parte contactul dintre cele două subspecii duce la un aflux continuu de indivizi şi gene din ambele subspecii) sau secundară (două subspecii care erau total separate printr-o barieră reajung în contact prin dispariţia barierei, iar la zona de contact are loc o hibridizare în masă).

Oricît de mari ar fi deosebirile dintre subspecii, atît timp cît indivizii din zonele de contact se pot încrucişa între ei, există o intergradare şi un schimb de indivizi şi gene, specia păstrîndu-şi unitatea. Caracterul principal al speciei, ca unitate de bază în taxonomie, este că, la fiinţele unisexuate

cu reproducere încrucișată, ea este o comunitate reproductivă (reală sau potențială), separată prin bariere sexuale de celelalte specii. Dacă populația este numai o unitate evolutivă, iar subspecia numai o unitate taxonomică, specia este o unitate atît evolutivă, cît și taxonomică.

Speciația, deci scindarea speciei în două sau mai multe specii-fiice, implică apariția unei izolări reproductive. Am arătat că la animalele și plantele cu reproducere încrucișată apariția unei singure mutații nu poate duce la o izolare reproductivă. Faptul că toate mutațiile sînt vărsate în fundul genetic comun al populației împiedică apariția izolării reproductive în cadrul aceleiași populații; este necesar ca populația în ansamblu să se izoleze reproductiv de celelalte populații conspecifice. Schimbul permanent de indivizi dintre populațiile vecine împiedică însă această izolare, care nu poate avea loc decît în condițiile apariției unei bariere care să oprească schimbul de indivizi. *Izolarea geografică precedă deci pe cea reproductivă* și ea pare a fi în stadiul actual al cunoștințelor condiția indispensabilă a speciației la organismele cu reproducere încrucișată. În orice caz, ea este principalul mecanism al speciației și singurul bine cunoscut.

Speciația geografică poate îmbrăca aspecte diferite. O izolare geografică perfectă are loc în cazul unei întreruperi a arealului speciei prin apariția unei bariere absolute: scindarea unui continent (astfel s-a separat zimbrul european, *Bison bonasus*, de bizonul nord-american, *B. bison*), separarea unei insule de continent (sau formarea întîmplătoare a unei colonii într-o insulă în care ulterior nu au mai pătruns o lungă perioadă de timp alte exemplare din specia respectivă) sau întreruperea arealului unei specii prin schimbarea climatului (în felul acesta, multe specii europene s-au scindat în cursul glaciației într-o specie sud-vestică și alta sud-estică). Întreruperea arealului, respectiv izolarea geografică, este urmată de evoluția divergentă a celor două fracțiuni ale speciei: în fiecare din ele apar alte mutante, schimbul de gene este total întrerupt și se ajunge pînă la urmă la deosebiri genetice atît de mari, încît cele două forme nu se mai pot încrucișa, fiind deci specii reale, izolate reproductiv.

Mai există însă și altă posibilitate de speciație geografică; în cadrul unei specii cu areal continuu, subspeciile sau populațiile extreme ajung să difere atît de mult între ele (prin acumularea de alte mutații), încît, dacă vin în mod secundar în contact, nu mai are loc încrucișarea liberă; ele au ajuns specii distincte, izolate reproductiv, deși fiecare din ele se încrucișează liber cu subspeciile din teritoriul intermediar. Unii autori, mai ales E. Mayr (1942 și îndeosebi 1963), neagă posibilitatea unei asemenea „speciații prin distanță", considerînd că schimbul de gene („gene flow") care are loc între populațiile vecine afectează în cele din urmă și populațiile extreme, asigurînd prin aceasta menținerea unității speciei și împiedicînd apariția unor deosebiri genetice atît de mari, încît încrucișarea să fie oprită.

După părerea noastră, „speciația prin distanță" este posibilă. Schimbul de gene afectează populațiile vecine, dar încetează la distanțe mai

mari, îndeosebi în cazul genelor care sînt favorizate de selecție în anumite părți ale arealului și dezavantajate în altele. O dovadă a posibilității unei asemenea speciații este că se cunosc în natură cazuri în care subspeciile extreme ale unei specii ajung în contact secundar (acest contact este posibil doar dacă răspîndirea speciei este oarecum circulară) și trăiesc alături fără a se încrucișa, deși fiecare dintre ele intergradează cu subspeciile geografic intermediare. În lucrările clasice se citează totdeauna două asemenea exemple considerate clasice, ambele dintre păsări.

1. Pițigoiul mare (*Parus major*) se întîlnește din Europa pînă în Asia de vest și sud sau pînă în cea de est. Subspecia *P. m. major* din Europa, Siberia și Asia vestică intergradează cu *P. m. cinerus* (=*bockharensis*) din Asia sudică, iar aceasta cu *P. m. minor* din Asia estică, însă în nordul Asiei estice subspeciile extreme *major* și *minor* ar coexista, conform datelor multor ornitologi, fără a hibridiza. După unele date mai recente (J. Delacour și C. Vaurie, 1950, citați de E. Mayr, 1963), ar hibridiza totuși, fapt care ar mai trebui verificat.

2. Două specii de pescăruși sau martini, *Larus argentatus* și *L. fuscus*, coexistă în Europa fără a hibridiza, însă în nordul Asiei și Americii există un lanț continuu de subspecii intermediare care le leagă (fig. 6). Reconstituirea evoluției și răspîndirii acestor păsări a arătat că a avut loc o răspîndire în jurul ținuturilor polare, iar formele extreme s-au întîlnit în Europa venind una dinspre apus, cealaltă dinspre răsărit.

Se mai cunosc și alte două cazuri, încă nesemnalate în lucrările de sinteză, care sînt totuși mai semnificative decît precedentele.

3. S-a urmărit (P. Bănărescu, 1966)[9] cazul unui pește din rîurile noastre, *Sabanejewia aurata*, deja amintit în treacăt. În rîurile din Banat, Crișana, Transilvania și nordul Moldovei, specia este reprezentată prin subspecia *S. a. balcanica*, iar în cele din sudul Moldovei și Muntenia prin subspecia *S. a. vallachica*, care diferă destul de puțin de precedenta și este legată de aceasta prin populații intergradante. În rîurile din Banat și Crișana, care au un curs inferior lung, subspecia *balcanica* intergradează cu o alta, *S. a. bulgarica*, mai diferită de precedentele și care trăiește în Dunăre și Tisa. În schimb, în rîurile scurte din sudul Banatului, care au caracter montan pînă la vărsarea în Dunăre, subspeciile *balcanica* și *bulgarica* (ultima urcată din Dunăre pe distanțe foarte scurte) coexistă fără a hibridiza și la fel coexistă, în rîurile din Muntenia, pe distanțe destul de lungi, subspeciile *vallachica* și *bulgarica* (aceasta de asemenea urcată din Dunăre) (fig. 7). Este evident că în Muntenia *vallachica* a venit din nord (din Moldova), *bulgarica* dinspre vest, în lungul Dunării, iar contactul dintre ele este secundar.

4. Ph. Bruneau-de-Miré (1964) citează din lanțurile muntoase ale Spaniei un caz și mai complicat: un grup de coleoptere din genul *Nebria* s-a răspîndit în dublu cerc în jurul Mesetei din centrul Castiliei, diferențiindu-se treptat în forme vicariante, iar extremele, ajunse

[9] Problema a fost studiată în colaborare cu T. Nalbant; datele amănunțite urmează să fie publicate, lucrarea citată (1966) anticipînd aceste date.

în contact nu hibridizează; deoarece răspîndirea s-a făcut în dublu cerc, sînt localități în care coexistă ca specii distincte trei forme din acest grup, care în alte localități sînt legate prin forme intergradante (fig. 8).

La peștii migratori anadromi mai există o posibilitate de speciație, care în fond este tot geografică: anumite cîrduri, urcate pentru reprodu-

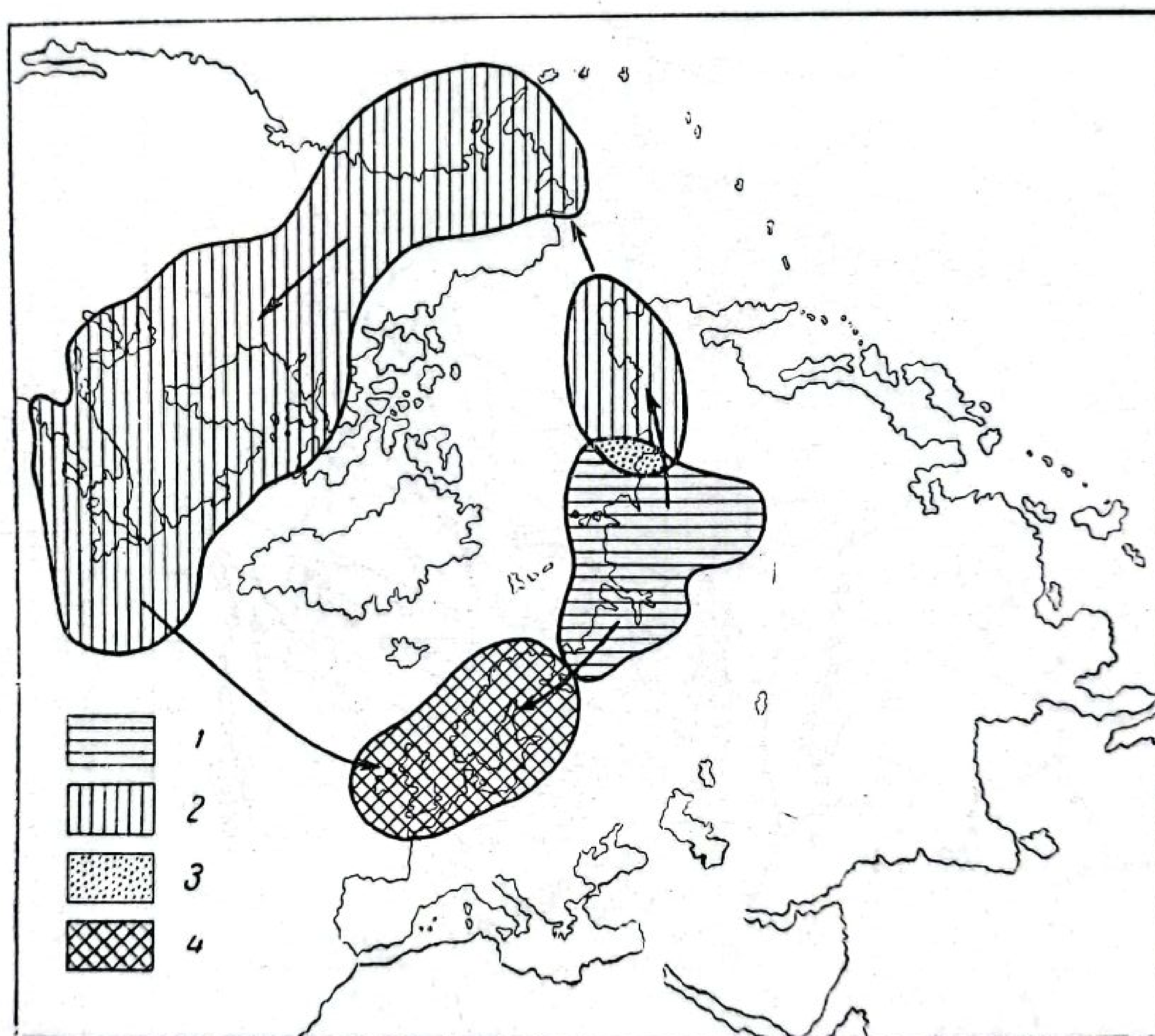


Fig. 6. — Speciația la pescărușii din grupul *Larus fuscus — argentatus*. *1*, *Larus fuscus*; *2*, *L. argentatus*; *3*, zonă de intergradare între *L. fuscus* și *L. argentatus*; *4*, zonă în care cele două specii coexistă fără intergradare, *L. fuscus* fiind venit din est, iar *L. argentatus* din vest. Săgețile indică direcția răspîndirii istorice (după E. Mayr, 1963, simplificat).

cere în apele dulci, rămîn cantonate acolo fără a se mai întoarce în mare; pentru ca totuși să înceteze schimbul de gene cu forma ancestrală migratoare, care continuă să urce anual pentru reproducere din mare, este necesar să apară un decalaj al epocii de reproducere. Se cunosc destule cazuri de asemenea forme permanent dulcicole înrudite cu specii migratoare, dar nu s-a stabilit precis dacă ele sînt izolate reproductiv de ultimele.

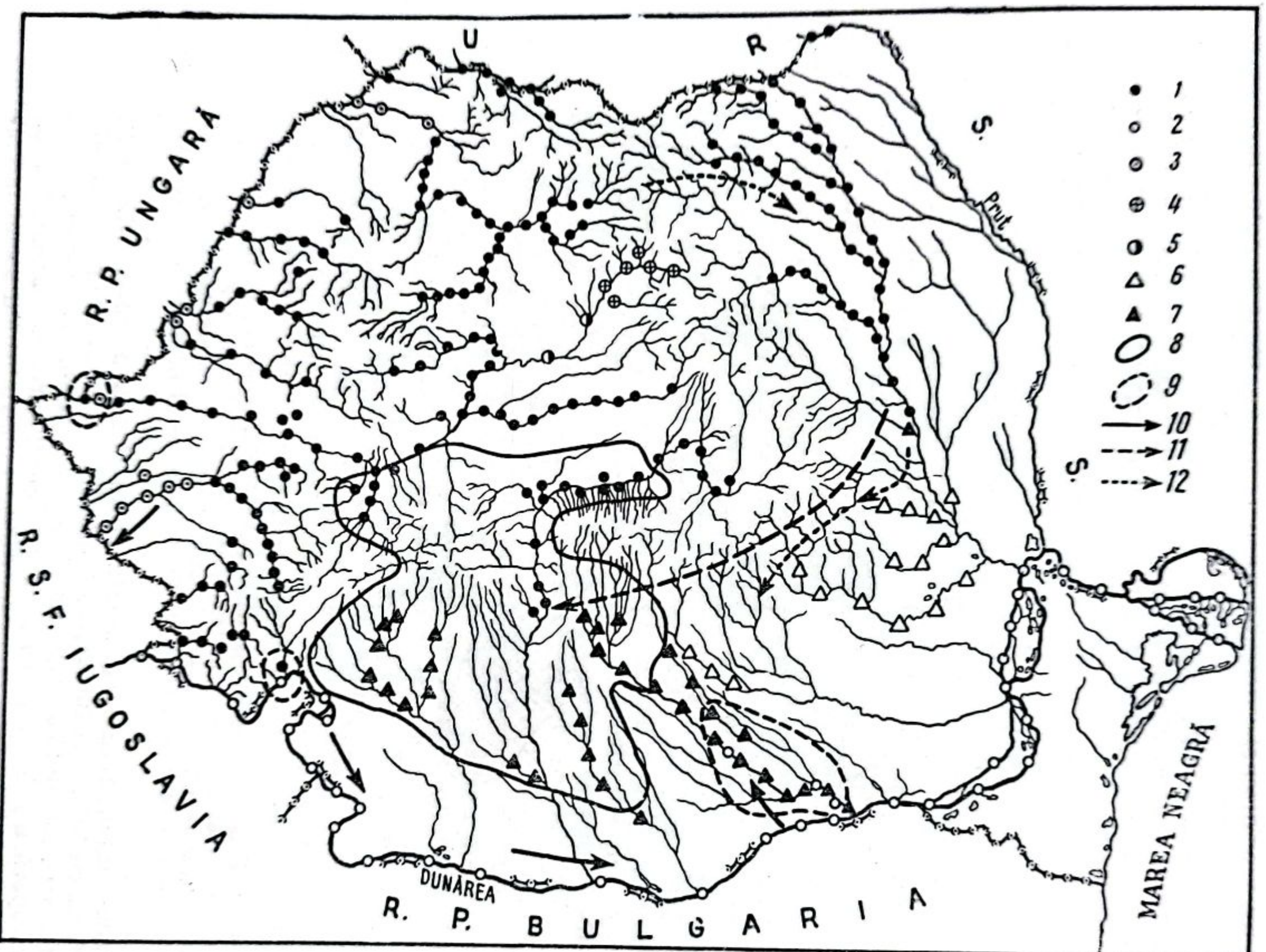


Fig. 7. — Distribuţia formelor de *Sabanejewia aurata* şi a lui *S. romanica* în România. *1*, *S. a. balcanica*; *2*, *S. a. bulgarica*; *3*, *balcanica≷bulgarica*; *4*, *S. a. radnesis*; *5*, *balcanica≷radnensis*; *6*, *S. a. vallachica*; *7*, *balcanica≷vallachica*; *8*, arealul lui *S. romanica*; *9*, zone în care două forme de *S. aurata* coexistă, fără a intergrada, ca specii bune; săgeţile indică căile de răspîndire (*10* = răspîndirea lui *S. a. blugarica* din vestul ţării în josul Dunării; *11* = răspîndirea probabilă a strămoşilor lui *S. romanica*; *12* = răspîndirea lui *S. a. vallachica* din sudul Moldovei în Muntenia (după P. Bănărescu, 1964, 1966, modificat).

În general, viaţa în cîrduri uşurează speciaţia aşa-zisă semigeografică.

S-au purtat şi se poartă numeroase discuţii contradictorii în problema dacă este posibilă la animalele cu reproducere încrucişată, pe lîngă speciaţia geografică, numită şi alopatrică, perfect dovedită şi o speciaţie pe loc, numită simpatrică sau ecologică, deoarece ea presupune apriori

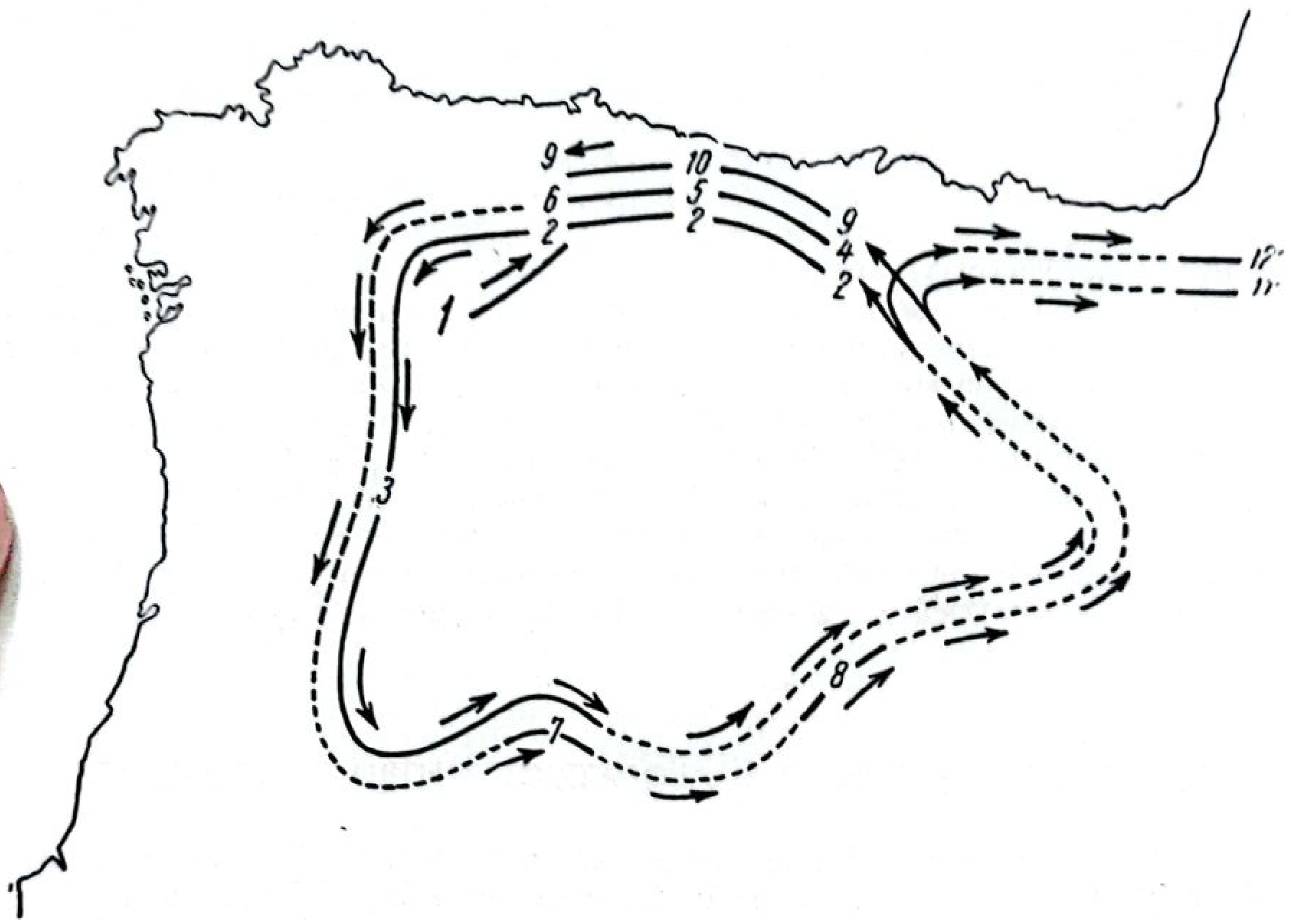


Fig. 8. — Speciaţia prin răspîndirea în dublu cerc la coleopterele din genul *Nebria* în munţii Spaniei. Săgeţile indică direcţia de răspîndire; liniile întrerupte, zone prin care a avut loc răspîndirea în trecut, dar în care grupul actualmente lipseşte. Subspeciile *2*, *1* şi *9—10* coexistă fără a intergrada, deşi *3* este intermediară între *2* şi *4*, iar *7* şi *8* între *6* şi *9* (după Bruneau-de-Miré, 1964, modificat).

şi o adaptare la alte condiţii de viaţă. Integralitatea populaţiilor, reale comunităţi reproductive, face puţin probabilă o asemenea speciaţie. Teoretic, speciaţia simpatrică ar fi posibilă în cazul paraziţilor sau al insectelor monofage; în lipsa sau datorită rarităţii extreme a gazdei un număr mare de exemplare ar putea trece forţat pe o altă gazdă, pe care apoi n-ar mai părăsi-o şi prin aceasta nu s-ar mai putea încrucişa cu exemplarele rămase pe gazda iniţială. Cazuri concrete nu se cunosc. Din contră, analiza amănunţită sistematică şi zoogeografică a unor specii îndeaproape înrudite de crustacee marine (rizocefali şi epica-

ride), parazite pe specii diferite de alte crustacee, vădește o origine geografică diferită (R. Codreanu, 1968). Pare deci probabil că cel puțin într-o serie de cazuri speciile parazite s-au format tot prin izolare geografică, și nu simpatric.

Mult discutat este cazul „roiurilor" de specii înrudite dintr-o serie de lacuri mari și vechi: circa 240 de specii de amfipode aparținînd la 34 de genuri în lacul Baikal, sute de specii de pești din familia *Cichlidae*, în unele din marile lacuri africane etc. Multe din aceste specii înrudite, actualmente simpatrice, s-au putut forma inițial prin izolare geografică; în general, lacurile s-au populat din rîurile afluente sau din rîuri prin care ele se scurg, iar prin intermediul rîurilor au ajuns în lac, în repetate rînduri, reprezentanți ai aceleiași specii; fiecare „val migrator", izolat în lac de populația din rîu, a devenit o specie distinctă. Unele lacuri, cum ar fi Victoria, au fost de multe ori scindate în lacuri mai mici, ceea ce a permis scindarea speciei, prin izolare geografică, în mai multe specii, care ulterior s-au reîntîlnit. În fine, existența de biotopuri discontinue (de exemplu zone stîncoase separate de largi zone nisipoase) permite izolarea geografică chiar în cadrul unui lac unitar. În cazul special al peștilor din familia *Cichlidae*, la care se formează perechi ce rămîn constante toată viața, există și posibilitatea unei „izolări psihice". Această izolare este, alături de trecerea unor paraziți sau insecte monofage pe altă gazdă, una din puținele posibilități teoretice, neconfirmate precis, de speciație simpatrică (negeografică) la animalele cu reproducere încrucișată.

CONSECINȚELE SPECIAȚIEI ALOPATRICE PENTRU ZOOGEOGRAFIE

Cele arătate anterior asupra mecanismelor speciației reprezintă mai degrabă un capitol al marii probleme a evoluționismului decît al zoogeografiei, dar cunoașterea precisă a acestor fapte este absolut indispensabilă zoogeografului.

Trebuie reținut faptul că speciația are loc în primul rînd dacă nu exclusiv, prin izolare geografică, făcîndu-se cel mult rezerva că în marile lacuri ar fi posibilă și o speciație simpatrică. Eventualitatea unei speciații simpatrice la paraziți sau la insectele monofage poate fi neglijată de zoogeografi; cît despre animalele cu reproducere asexuată sau cu autofecundație, ele aparțin în genere unor grupe care pînă în prezent nu sînt aproape de loc utilizate în zoogeografie (rotifere, cladocere etc.).

Zoogeograful trebuie să acorde o deosebită atenție speciilor și taxonilor superiori vicarianți sau aproape vicarianți. *Specii vicariante* (sau *reprezentative*) sînt acelea ale căror areale nu se suprapun de loc. Termenul trebuie rezervat însă numai speciilor îndeaproape înrudite și în orice caz mai înrudite între ele decît cu alte specii cu care acestea coexistă total sau parțial. Există mare probabilitate ca două sau mai multe specii vicariante să fi apărut prin izolare geografică, deci să fi fost inițial rase

geografice conspecifice. Speciile vicariante sînt recent formate și n-au avut încă timp să-și suprapună arealele. Ele sînt specii formate direct dintr-un strămoș comun, iar arealele lor sînt de la început vicariante, nu s-au suprapus niciodată. Este necesară multă prudență în tratarea situației ultimilor reprezentanți ai unor grupe arhaice de animale, în trecut bogat reprezentate în specii, dar din care mai supraviețuiesc puține, în genere cîte una în regiuni izolate ale globului. Pe baza criteriului pur arealistic, asemenea specii sînt vicariante; însă, în afară de cazul că ele sînt foarte îndeaproape înrudite, nimic nu ne spune că ele provin toate din rase geografice ale unui strămoș inițial, care au rămas izolate din momentul formării lor; din contră, ele ar putea foarte bine să fi fost precedate pe arealul actual de un număr de specii coexistente, de mult diferențiate, din care a supraviețuit cîte una în diverse regiuni ale globului. Un exemplu este cel al familiei arhaice de pești dulcicoli *Umbridae*, reprezentată printr-un gen monotipic, *Novumbra*, în vestul Americii de Nord și un al doilea gen, *Umbra*, cu o specie în estul Americii de Nord, și o a doua în bazinul Dunării și al Nistrului. Cele trei specii sînt deci vicariante și este posibil ca strămoșul inițial să se fi scindat la început în două rase, mai tîrziu specii, care au devenit genurile actuale, iar ulterior forma inițială de *Umbra* să se fi scindat în cele două specii actuale și niciodată să nu fi avut loc suprapuneri ale arealelor. Ar fi deci o vicarianță primară care s-a menținut ca atare. Dar este posibil și ca în trecut să fi avut loc o speciație puternică, urmată de suprapunerea arealelor, să fi coexistat mai mult specii atît în cele două jumătăți ale Americii de Nord, cît și în Europa și Siberia, iar ulterior, o dată cu regresul grupului în ansamblu, să fi supraviețuit numai cele trei specii actuale; ar fi deci o vicarianță secundară.

O dificultate practică în a aprecia rangul a două sau mai multe forme îndeaproape înrudite și total vicariante este lipsa singurului criteriu obiectiv care să ne permită să stabilim dacă este vorba de specii sau subspecii: izolarea reproductivă în natură. Speciile necoexistînd nicăieri, nu putem constata dacă ele sînt izolate reproductiv sau nu.

Se cunosc și numeroase cazuri de genuri înrudite și vicariante, de exemplu, dintre peștii dulcicoli: *Scardinius* în Europa și *Ctenopharyngodon* în Asia estică; *Scaphirhynchus* în Mississippi și *Pseudoscaphirhynchus* în bazinul Mării Aral; apoi *Umbra* și *Novumbra* amintite mai sus. Este probabil că și aceste perechi de genuri, îndeosebi prima (celelalte două aparținînd unor grupe arhaice de pești) s-au format inițial prin izolare geografică, fiind la început subspecii, apoi specii. Un caz de genuri înrudite parțial vicariante este cel al genurilor *Aspius* (Europa, Asia Mică, bazinul caspo-aralic), *Aspiolucius* (bazinul aralic, coexistînd parțial cu *Aspius*) și *Psedaspius* (bazinul Amurului).

Se cunosc și familii înrudite vicariante, dar este de presupus că cel puțin în majoritatea cazurilor vicarianța este secundară. De exemplu, dintre cele două familii de raci de apă dulce, astacidele trăiesc în părțile temperate ale emisferei nordice, iar parastacidele în emisfera sudică

(ajungînd parţial şi în zona tropicală). Ar fi eventual posibil ca strămoşul comun, care s-a răspîndit repede pe o bună parte a globului, să se fi scindat de timpuriu în mai multe rase geografice din care au supravieţuit numai una nordică şi alta sudică, strămoşii celor două familii. Este însă mai probabil ca într-o lungă perioadă în cursul evoluţiei celor două familii arealele lor să se fi suprapus (mai ales în zona tropicală, unde ambele familii au dispărut ulterior) şi este chiar posibil ca parastacidele să fi fost iniţial răspîndite şi în emisfera nordică. Un exemplu şi mai frumos de familii secundar vicariante ni-l oferă reptilele lacertiliene: familia *Agamidae* trăieşte în Eurasia, Africa, şi Australia, iar familia înrudită *Iguanidae* în cele două Americi, Madagascar şi insulele Fidgi (fig.9). Cele două familii nu coexistă deci nicăieri; însă faptul că arealul iguanidelor este discontinuu, alternînd cu zone populate de agamide, ne arată că vicarianţa este secundară. Într-adevăr, iguanidele s-au găsit ca fosile în cuprinsul arealului actual al agamidelor, iar lipsa lor actuală din aceste regiuni se datoreşte dispariţiei secundare, tocmai în urma concurenţei din partea reprezentanţilor ultimei familii (problema va mai fi discutată, îndeosebi în capitolul al V-lea).

În general, cu cît urcăm pe scara zoologică, cu atît vicarianţele constatate în fauna actuală au şansă mai mare să fie secundare, rezultînd dintr-o evoluţie ulterioară însoţită de dispariţia totală a unor forme şi de dispariţia altora dintr-o parte a arealului iniţial.

Între speciile înrudite, mai frecvente decît cazurile de vicarianţă totală sînt cele de vicarianţă parţială, deci de suprapunere a arealelor numai pe o mică porţiune a lor. Această suprapunere parţială a arealelor este secundară: fie că zona în care cele două specii coexistă aparţinea iniţial arealului uneia singure dintre ele, iar a doua a pătruns mai tîrziu, fie că amîndouă lipseau iniţial şi au ajuns ulterior aici. Ultimul caz se întîlneşte frecvent în părţile Europei care au fost depopulate în cursul glaciaţiei cuaternare, cînd vechea specie paneuropeană a dispărut din nordul şi centrul continentului, supravieţuind în refugiul circummediteranean, unde s-a scindat într-o specie vestică şi alta estică. După retragerea gheţarilor cele două specii-fiice şi-au extins arealul spre nord, ajungînd să coexiste pe o fîşie destul de lată din centrul Europei. Exemplele sînt numeroase: dintre amfibieni, cele două specii de buhai de baltă, *Bombina bombina* (estică) şi *B. variegata* (vestică) (fig. 10), şi cele două broaşte de baltă, *Rana esculenta* (vestică) şi *R. ridibunda* (estică); dintre păsări, privighetoarea, *Luscinia megarhynchos* (estică), şi *L. luscinia* (vestică), cioara cenuşie, *Corvus cornix* (estică), şi cea neagră, *C. corone* (vestică), *Certhia familiaris* (estică) şi *C. brachydactyla* (vestică) etc. (B. Rensch, 1929).

Se cunosc şi destule cazuri de specii înrudite ale căror areale se suprapun în cea mai mare parte sau chiar total. Această situaţie este secundară: speciile respective erau iniţial vicariante, iar întrepătrunderea şi pînă la urmă suprapunerea arealelor au avut loc ulterior. O analiză amănunţită a relaţiilor filetice dintre speciile diverselor grupe de ani

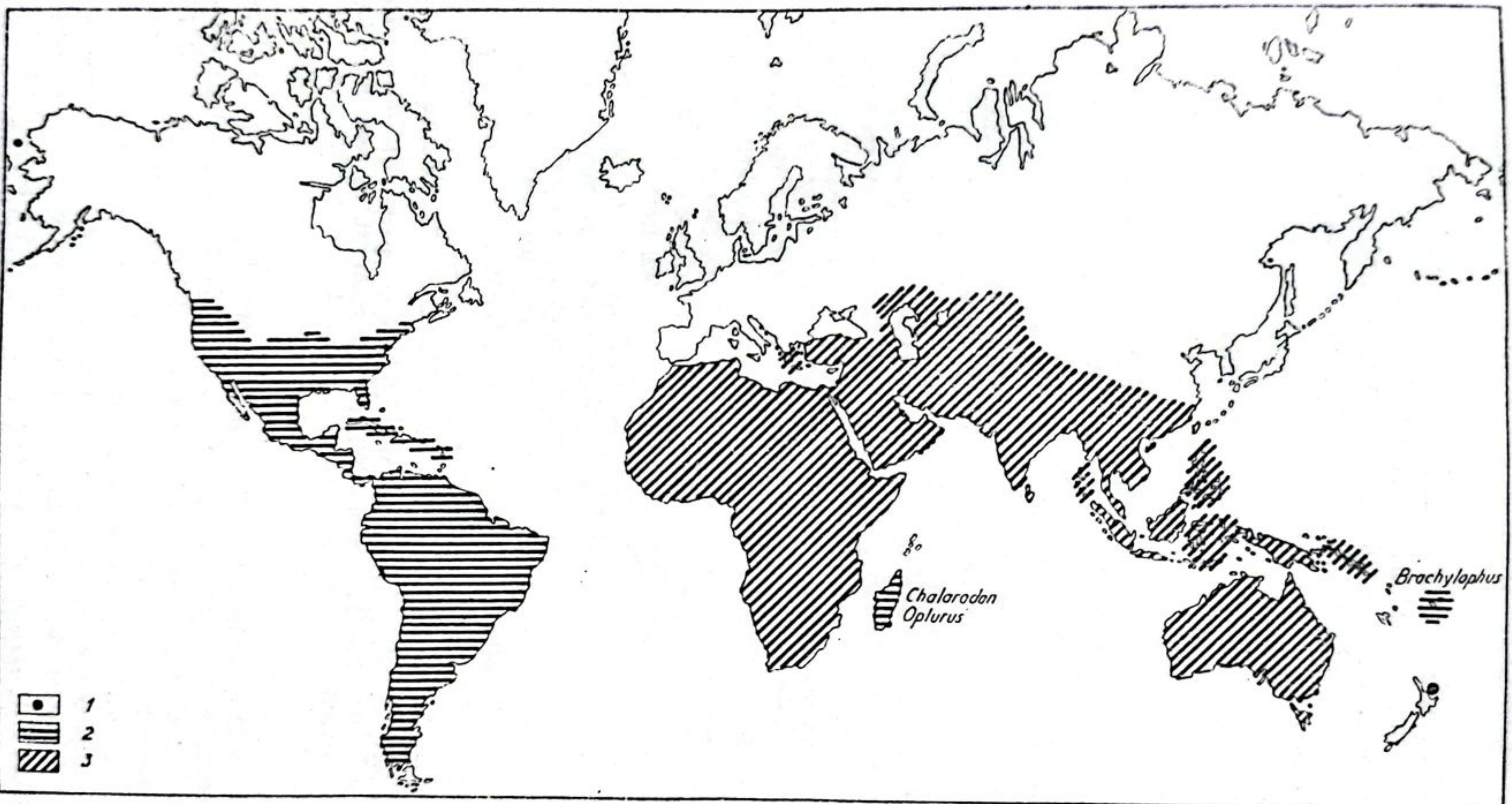


Fig. 9. — Răspîndirea ultimului rinocefal, *Sphenodon punctatum* (*1*) și a familiilor de lacertilieni *Iguanidae* (*2*) și *Agamidae* (*3*). Se observă că arealele celor două familii sînt vicariante (secundar), cel al iguanidelor fiind întrerupt (după Fuhn și Vancea, 1961).

male arată că în majoritatea cazurilor speciile vicariante (sau în cea mai mare parte vicariante) sînt mai înrudite între ele decît speciile ale căror areale se suprapun. În această privință sînt semnificative cazurile speciilor de *Microphysogobio* și *Erythroculter*, citate în capitolul al III-lea (fig. 19 și 21).

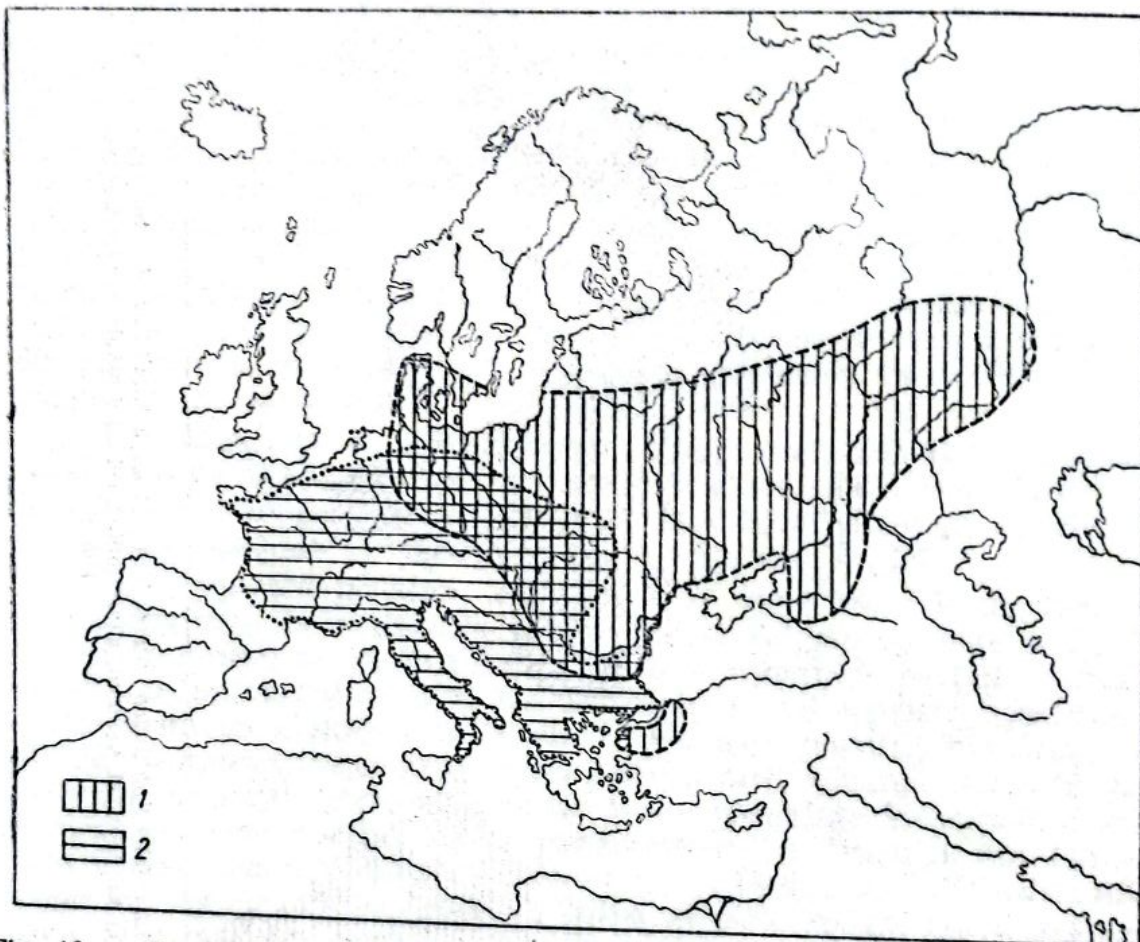


Fig. 10. — Exemplu de două specii înrudite, cu arealele parțial vicariante: cele două specii de buhai de baltă, *Bombina bombina* (*1*) și *B. variegata* (*2*). În zona dublu hașurată, cele două specii coexistă (după B. Rensch, 1929, și I. Fuhn, 1960).

Speciile îndeaproape înrudite sînt la început vicariante, iar arealele lor sînt învecinate sau foarte apropiate. În unele cazuri, mai ales cînd posibilitățile lor de răspîndire sînt reduse, speciile continuă să rămînă vicariante. Este cazul, de exemplu, al speciilor cavernicole, dintre care multe au rămas cantonate în peștera sau grupul de peșteri în care ele s-au format. Dar cînd o specie rămîne cantonată într-un areal restrîns, ea nu mai are posibilitatea de evoluție ulterioară prin speciație, arealul prea mic nepermițînd apariția unei bariere care să ducă la o nouă separare geografică. O evoluție ulterioară implică deci inițial extinderea arealului

și aceasta duce evident la o suprapunere, cel puțin parțială cu arealul inițial vicariant al speciei-soră. În arealul astfel lărgit pot să apară noi bariere, să aibă loc noi procese de speciație ș. a. m. d. Se ajunge astfel la o suprapunere aproape totală a arealelor taxonilor diferențiați inițial (care au ajuns să aibă rang taxonomic superior : grup de specii, subgen etc.) și numai arealele speciilor recent diferențiate continuă să fie total sau în cea mai mare parte vicariante. Este o situație care se observă la majoritatea grupelor de animale bogate în specii.

Cele menționate mai sus ne permit să abordăm problema unei noțiuni de cea mai mare importanță în zoogeografie : cea a centrelor de evoluție și răspîndire. Este bine cunoscut faptul că, în cadrul multor taxoni superiori, îndeosebi familii, dar și subfamilii și genuri, precum și subordine și ordine, majoritatea speciilor sînt localizate într-o anumită regiune geografică, numărul lor fiind maxim spre centrul regiunii și scăzînd spre periferia acesteia ; în afara regiunii respective se întîlnește un număr foarte mic de specii, majoritatea lor identice sau îndeaproape înrudite cu specii prezentate în cadrul regiunii. O asemenea regiune se prezintă deci ca un *centru de răspîndire* al grupului respectiv de animale. Totul arată că speciile care depășesc regiunea provin din ea, iar zoogeografii aproape în majoritate sînt de acord în a admite că taxonul respectiv s-a format în această regiune, deci că centrul de răspîndire a fost și un *centru de evoluție*. În multe cazuri însă, datele paleontologice arată că grupul respectiv a fost în trecut mai bine reprezentat în altă regiune a globului, iar în actualul centru de răspîndire el a ajuns ulterior. În asemenea cazuri, centrul actual de răspîndire nu mai corespunde cu centrul de evoluție ; s-ar putea spune și că centrul de evoluție și răspîndire s-a deplasat în decursul timpului. Așa, de exemplu, centrul de răspîndire și evoluție al majorității grupelor de animale marine tropicale a fost în cretacic și în cea mai mare parte a cenozoicului regiunea actuală a Mării Mediterane, iar actualmente este provincia malaeză a regiunii indo-vest-pacifice. Oricum, rămîne de necontestat faptul că grupele evoluează și se răspîndesc dintr-un centru care eventual se poate deplasa.

Însă datele atît de complete de care dispunem asupra speciației și care au fost expuse pe larg în subcapitolul precedent ne arată net că speciile înrudite nu se formează într-un centru comun, ci în areale distincte, deși vecine. Ar fi deci o contradicție destul de gravă.

Explicația este aceea că evoluția ulterioară a primelor specii apărute nu se poate face, după cum am arătat mai sus, decît prin extinderea arealului, deci prin suprapunerea peste arealele speciilor inițial vicariante. Ținînd seama că ierarhia taxonomică tinde să corespundă etapelor filogenetice succesive, rezultă că subfamiliile unei familii provin din evoluția ulterioară a subspeciilor strămoșului inițial, genurile din evoluția subspeciilor strămoșului inițial al subfamiliei etc. Se înțelege astfel de ce coincid arealele majorității subdiviziunilor principale (genuri etc.) ale grupului superior luat în considerare și de ce arealele speciilor recente sînt în mare parte vicariante. Însă o asemenea evoluție complexă a unor

taxoni bogați în specii nu poate avea loc decît pe suprafețe mari, în care speciile și-au putut extinde arealele, au apărut bariere care au permis izolarea geografică etc. Deci termenul de centru de evoluție, care ne face să ne gîndim la un punct, nu este tocmai indicat, fiind vorba în realitate de regiuni relativ extinse, ca, de exemplu, Asia de sud-est, Asia Centrală, partea tropicală a Americii de Sud etc. Numai în cazuri rare există un centru de evoluție restrîns, de exemplu bazinul rîului Lerma din Mexic pentru familia de pești *Goodeidae*, care include circa 18 genuri și 30 de specii.

Un termen diferit față de centrul de evoluție este cel de centru de speciație, folosit în două sensuri :

1. Definește o regiune limitată în care există numeroase specii endemice ce nu sînt înrudite între ele. Asemenea centre de speciație, sînt, de exemplu, insule, zone continentale separate de restul continentelor prin bariere eficace, unele lacuri etc. În aceste centre au putut evolua, la adăpostul barierelor, specii endemice din populații provenite inițial de pe continent.

2. Reprezintă o regiune limitată în care există mai multe specii îndeaproape înrudite. Existența unor asemenea centre era considerată în trecut un argument în favoarea speciației simpatrice. În realitate este vorba de regiuni în care au pătruns de mai multe ori, dar la intervale de timp destul de mari, reprezentanți ai aceleiași specii din regiunile vecine; speciile coexistente au apărut deci prin colonizare dublă sau repetată. Numeroase exemple dintre păsări aduce mai ales E. M a y r (1942). Astfel, specia *Acanthiza pusilla* este larg răspîndită în cea mai mare parte a Australiei, fiind reprezentată prin mai multe subspecii. În Tasmania există o subspecie endemică și, alături de ea, o specie aparte. *A. ewingi*, de asemenea endemică, a cărei rudă mai apropiată este tot *A. pusilla*; este evident că *A. ewingi* reprezintă descendenții unui vechi val migrator de *A. pusilla*, iar subspecia *A. p. dreineri* un al doilea val. De asemenea, în insula Norfolk trăiesc trei specii înrudite de *Zosterops*, în Marchize două specii de *Ptilinopus*, în insula Teneride (arhipelagul Canare) o subspecie a cintezei europene (*Fringilla coelebs*) și, alături de ea, o specie înrudită a aceluiași gen (*Fr. teyeda*) etc.

CAPITOLUL 3

Arealele speciilor şi taxonilor supraspecifici

AREALELE SPECIILOR

DEFINIŢIA ŞI DELIMITAREA AREALULUI

Elementul de bază în cercetările zoogeografice îl reprezintă arealele speciilor şi taxonilor supra- şi subspecifici.

Sub numele de areal se înţelege teritoriul (sau acvatoriul) în care trăieşte specia sau taxonul respectiv. Această definiţie este extrem de simplă, însă precizarea concretă a arealelor diverşilor taxoni pune o serie de probleme.

Nu orice localitate în care s-au găsit unul sau mai multe exemplare dintr-o specie face parte din arealul propriu-zis al acesteia. Există destul de multe specii cu mari posibilităţi de răspîndire, din care se întîlnesc indivizi la distanţe adesea apreciabile faţă de regiunea ce formează habitatul normal al speciei; dar în aceste puncte izolate exemplarele nu se menţin mult timp şi mor fără a se reproduce.

În cadrul mai multor grupe de animale — păsări, peşti, cheloniene marine, lepidoptere, odonate, chiroptere, mai rar alte ordine de mamifere — există un număr destul de mare de specii migratoare, care în diferitele perioade ale vieţii trăiesc în alte regiuni. Astfel, păsările migratoare au un teritoriu de cuibărit şi altul de iernat, adesea distanţate între ele, iar în spaţiul intermediar specia se întîlneşte numai în pasaj. În cadrul peştilor migratori trebuie distinse speciile migratoare marine şi cele diadrome (anadrome şi catadrome)[10]. Speciile migratoare marine au un acvatoriu de hrănire larg şi unul de reproducere în genere mai restrîns, care în unele cazuri coincide cu o parte a acvatoriului de hrănire, în alte cazuri este net diferit de acesta, ca, de exemplu, la scrumbia albastră din Marea Neagră, *Scomber scombrus*[11], care se reproduce în

[10] Şi unii peşti exclusiv dulcicoli execută migraţiuni — în susul rîurilor, din fluviu în afluenţi sau în bălţile luncii inundabile etc. —, dar acestea au loc în cadrul arealului (în sens larg), nedepăşind bazinul fluviatil.

[11] Scrumbia albastră din această mare ar trebui separată într-o subspecie aparte, *Scomber scombrus glauciscus* Pallas, 1811.

Marea Marmara şi se hrăneşte în Marea Neagră. Unele specii au şi regiuni (acvatorii) de iernat, care în anumite cazuri coincid cu cele de reproducere (cazul scrumbiei albastre din Marea Neagră, care iernează tot în Marea Marmara) iar în alte cazuri cu o parte a acvatoriului de hrănire; se cunosc şi peşti care au acelaşi acvatoriu de hrănire şi reproducere şi altul de iernat, cum este, de exemplu, hamsia Mării de Azov, *Engraulis encrasicholus maeoticus*, care iernează în estul Mării Negre, dar se hrăneşte şi reproduce în Marea de Azov.

Diversele tipuri de migraţiuni ale peştilor anadromi (de exemplu scrumbia de Dunăre, somonul de Rin etc.)şi catadromi (anghila) sînt prea bine cunoscute spre a insista asupra lor.

În afară de migraţiunile periodice, în sens alternativ, strîns legate de ciclul vital al speciilor respective, se cunosc cazuri de migraţiuni în masă ale unor specii în urma înmulţirii excesive şi a supraabundenţei de exemplare; exemple clasice sînt cele ale lemingilor (*Lemmus lemmus*) din ţinuturile polare şi ale diverselor specii de lăcuste migratoare (*Stauronotus maroccanus*, *Locusta migratoria*). Aceste migraţiuni ocazionale reprezintă în fond adevărate supape de siguranţă, care, prin eliminarea unui excedent din populaţie, permit supravieţuirea exemplarelor rămase pe loc; cele ajunse dincolo de arealul normal pier fără a da descendenţi.

Cele arătate demonstrează că nu putem considera ca făcînd parte din arealul unei specii toate localităţile în care se întîlnesc exemplare ale acesteia. Astfel, G. de Lattin (1967) defineşte drept areal al unei specii „teritoriul în care această specie se reproduce în mod regulat, fără aport din afară". Conform acestei definiţii, nu ar face parte din areal teritoriile în care specia se întîlneşte ca exemplare eratice (chiar în număr mare), acelea în care specia iernează, se hrăneşte sau este în pasaj şi nici măcar acelea în care ea se poate reproduce ocazional (în anii cu anumite condiţii meteorologice favorabile). Această definiţie nu se potriveşte însă în cazul păsărilor migratoare, care iarna părăsesc în mod obligatoriu teritoriul de cuibărit (deci arealul propriu-zis); pentru aceste specii, definiţia lui G. de Lattin ar trebui completată cu precizarea: „sau cu un aport din afară constînd din exemplare născute în teritoriul respectiv, pe care îl părăsesc şi îl repopulează în mod periodic".

Şi mai dificilă este aplicarea definiţiei lui G. de Lattin în cazul unor specii şi îndeosebi subspecii de peşti migratori, a căror caracteristică este tocmai un anumit acvatoriu de hrănire; de exemplu cîrdurile, care alcătuiesc subspecia pontică de scrumbie albastră (*Scomber scombrus glauciscus*) se reproduc în Marea Marmara, alături de scrumbia albastră egeică, dar caracteristica sa zoogeografică este tocmai prezenţa în cursul perioadei estivale de hrănire în Marea Neagră.

Considerînd justificată excluderea din areal a acelor teritorii sau acvatorii în care specia respectivă se întîlneşte numai ocazional (deşi une-

ori în număr mare de exemplare, dar fără a supraviețui o perioadă mai îndelungată) sau în pasaj, socotim însă că regiunile în care specia iernează sau pătrunde cu regularitate în cursul perioadei de hrănire trebuie considerate ca reprezentînd o „parte întregitoare a arealului", făcînd evident distincție între arealul propriu-zis și aceste teritorii [12]. Este necesară aceasta nu numai datorită faptului că în listele faunistice, mai ales ornitologice, sînt consemnați și oaspeții de pasaj și de iarnă, ci și din motive mai profunde. Consemnarea și cartografierea arealelor speciilor unui gen sau altui taxon superior permit reconstituirea răspîndirii și în parte a evoluției speciilor acestui taxon, iar la animalele migratoare apar unele posibilități evolutive care lipsesc la cele sedentare. Astfel, se poate întîmpla ca dintre păsările migratoare unele exemplare să rămînă în teritoriul de iernat și ulterior să cuibărească acolo, dînd cu timpul o specie nouă, fie chiar una care să cuibărească în locul de iernat și să ierneze în locul de cuibărit al speciei-mamă. Dacă zoogeograful ar neglija să țină seama de teritoriul de iernat al speciilor, luînd în considerare numai pe cel de cuibărit (arealul propriu-zis), nu ar putea interpreta just asemenea cazuri.

În cadrul mai multor familii de pești anadromi (îndeosebi *Salmonidae* și *Petromyzonidae*) se cunosc cazuri de forme nemigratoare, sedentare în apele dulci ("land-locked forms"), îndeaproape înrudite cu cîte o specie migratoare. Este evident că ele provin din aceste forme migratoare, dar pot ajunge să fie izolate reproductiv de acestea. Un mecanism identic de speciație a intervenit probabil în cadrul celor trei familii circumantarctice de pești dulcicoli — *Galaxiidae*, *Aplochitonidae*, *Retropinnatidae* —, dintre care unele specii sînt catadrome, altele anadrome și despre care se poate presupune (*G. S.* Myers, 1938, 1951, 1953; Ph. Darlington, 1967) că inițial au fost în întregime migratoare. Mecanismul apariției speciilor permanent dulcicole a fost izolarea în apele dulci, fără întoarcere în mare. Dacă nu s-ar ști faptul că un număr redus de reprezentanți ai acestor familii sînt specii migratoare, nu s-ar putea înțelege răspîndirea numeroaselor specii sedentare în apele dulci și am fi tentați să apelăm la teorii hazardate, ca, de exemplu, cea a unei legături continentale relativ recente între Noua Zeelandă și America de Sud.

Chiar în cazul speciilor care nu execută migrațiuni periodice, dar din care indivizi izolați (sau chiar valuri migratoare ocazionale) ajung la distanțe apreciabile de limitele arealului normal al speciei, există posibilitatea ca unele din aceste exemplare să nimerească întîmplător într-un mediu propice și să formeze aici o colonie izolată. Justa interpretare a formării unor astfel de colonii nu este posibilă decît cunoscînd limitele obișnuite și pe cele maxime pînă la care ajung exemplarele eratice.

Cele arătate pun în evidență faptul că zoogeograful trebuie să țină seama nu numai de arealul propriu-zis al speciilor, dar și de ceea ce am denumit „partea întregitoare a arealului" și chiar de teritoriile în care ajung exemplare eratice.

[12] N. A. Bobrinski (1951) consideră ca făcînd parte din areal toate regiunile în cuprinsul cărora specia parcurge o parte a ciclului vital, distingînd în cadrul arealului regiunile de reproducere, de hrănire și de iernat.

METODELE DE STABILIRE A AREALULUI

Materialul de bază în stabilirea arealului speciilor ni-l furnizează listele de localităţi în care specia a fost găsită. În majoritatea cazurilor (îndeosebi pentru nevertebrate), zoologul care determină specia nu este cel care a colectat-o. Marile colecţii zoologice, adunate fie în decursul unor expediţii organizate, fie de către colectori ocazionali, sînt studiate de către sistematicieni adesea după o perioadă de timp destul de îndelungată de la colectare, iar pe baza acestor studii se alcătuiesc listele de localităţi.

Precizarea localităţilor în care trăieşte o specie se bazează deci în ultima instanţă pe etichetele scrise de colectori. Zoologii şi zoogeografii constată adeseori faptul că majoritatea localităţilor menţionate pe etichete nu pot fi găsite în hărţile şi atlasele uzuale. Mulţi colectori, îndeosebi cei ai expediţiilor ştiinţifice organizate, notează pe etichete date destul de amănunţite, inclusiv latitudinea, longitudinea, altitudinea, date asupra biotopului. În general, este bine ca etichetele să cuprindă cît mai multe amănunte. Importanţa relativă a acestora diferă mult în funcţie atît de grupul de animale, cît şi de regiunea respectivă.

Pentru animalele dulcicole este aproape indispensabilă precizarea bazinului fluviatil (adesea este utilă chiar precizarea bazinului afluentului). În ţinuturile situate la limita a două bazine fluviatile, indicarea gradelor şi chiar a minutelor de latitudine şi longitudine este insuficientă pentru a preciza bazinul fluviatil. În lipsa acestui element atît de important, sînt inutilizabile din punct de vedere zoogeografic nu numai o serie de localităţi, ci chiar un mare număr de specii de peşti şi alte animale dulcicole, citate, de exemplu, din Anzi fără precizarea dacă provin din afluenţii Amazonului sau din rîurile de pe versantul Pacificului, ori din Yunnan (provincie a R. P. Chineze) fără precizarea dacă provin din bazinul Ianţzîţzianului sau al Mekongului. Evident, în cazul ţărilor sau al provinciilor aparţinînd unui singur bazin fluviatil (România, Austria, statul Amazonas etc.), precizarea acestuia este inutilă.

În cazul animalelor terestre, este mai importantă precizarea biotopului, respectiv a formaţiunii vegetale în care s-a întîlnit specia respectivă, şi aceasta îndeosebi în zona de contact dintre două formaţiuni vegetative, cum ar fi pădurea şi savana; de asemenea, precizarea altitudinii la acestea este mai importantă decît pentru animalele de apă dulce.

În cazul păsărilor trebuie să se precizeze dacă specia cuibăreşte sau nu în localitatea respectivă, lucru pe care însă nu-l poate face întotdeauna colectorul ocazional, fiind necesară intervenţia naturalistului local.

Stabilirea arealului unei specii pe baza datelor furnizate de colectori ocazionali nu reprezintă însă decît o etapă iniţială şi provizorie [13].

[13] Din păcate, pentru majoritatea speciilor nu s-a depăşit încă această etapă.

Precizarea exactă a arealelor, îndeosebi a limitelor acestora, cu delimitarea localităților cuprinse în arealul propriu-zis al speciei și a celor în care specia apare numai ocazional (respectiv, în cazul păsărilor, ca oaspete de iarnă sau în pasaj), nu poate fi făcută decît pe baza unor cercetări și colectări repetate în staționare. Aici intervine naturalistul local, singurul în măsură să stabilească aceste detalii. Însă nici chiar în țările cele mai avansate din punctul de vedere al studiilor faunistice nu există suficienți specialiști în toate grupele de animale, care să întreprindă asemenea cercetări în staționar.

Pe baza listelor de localități se procedează la notarea pe hartă a acestora, în vederea stabilirii arealului. Notarea localităților trebuie făcută cît mai fidel; îndeosebi trebuie luate în seamă recomandările anterioare — amplasarea localităților pentru animalele dulcicole în funcție de bazinele hidrografice, pentru cele terestre în funcție de formele de relief, de altitudine și de formațiunile vegetale. În majoritatea lucrărilor de zoogeografie se folosesc hărți simple — conturul continentelor — pe care se amplasează localitățile sau se trasează limitele arealelor. Sînt preferabile însă, ca materiale de bază, hărți mai complexe, care să cuprindă pentru animalele terestre curbe de nivel, limitele formațiunilor vegetale, principalele cursuri de apă, pentru cele dulcicole traseele fluviilor și ale principalilor afluenți, eventual chiar limitele bazinelor hidrografice, iar pentru cele marine adîncimile.

După amplasarea localităților se unesc punctele extreme, trasîndu-se astfel limitele arealelor. Operația trebuie făcută cu deosebită prudență. În cazul în care cercetările sînt insuficiente, respectiv se cunosc prea puține localități, distanțate între ele, iar în spațiile intermediare nu s-au întreprins studii, este preferabil să nu se mai traseze limitele arealelor și să ne mulțumim cu amplasarea localităților. Atunci cînd datele sînt considerate suficiente spre a se trasa arealul, prima problemă ce se pune este dacă se pot uni toate punctele extreme, deci dacă arealul poate fi considerat continuu sau nu. Aici se cer o serie de cunoștințe, îndeosebi asupra ecologiei speciei și a prezenței biotopului corespunzător în spațiul intermediar. Important este și faptul dacă s-au făcut sau nu cercetări pe teritoriul dintre două localități și cît de amănunțite au fost acestea. În cazul cînd nu s-au făcut cercetări sau acestea au fost superficiale, ne putem eventual considera îndreptățiți, pe baza datelor ecologice de care dispunem, să înglobăm teritoriul respectiv în arealul speciei.

Și mai dificilă este problema trasării limitelor arealului unei specii în afara punctelor în care aceasta a fost găsită, în zone în care nu s-au făcut cercetări și în cazul în care avem motive să considerăm probabilă existența speciei în zona respectivă. Și pentru aceasta se cer cunoștințe asupra ecologiei speciei, asupra condițiilor ecologice din zona respectivă, precum și asupra problemelor zoogeografice ale grupului de animale și regiunii respective. Modul în care se poate proceda în asemenea cazuri reiese cel mai bine din exemplele de mai jos, care se referă toate la grupul ce ne este familiar — peștii dulcicoli. Precizăm că pentru pești

bazinul fluviatil reprezintă unitatea zoogeografică de bază, dar aproape nici o specie nu trăieşte în toate localităţile dintr-un bazin fluviatil, ci doar în acelea care oferă condiţii ecologice corespunzătoare, iar unele specii numai în anumite porţiuni ale bazinului, respectiv într-unul sau mai mulţi afluenţi, deşi ar avea condiţii corespunzătoare şi în alte porţiuni.

Gobio albipinnatus (porcuşorul de şes), specie cunoscută din bazinul Volgăi, Donului, Niprului, Nistrului şi Dunării; ea nu a fost semnalată în Bug, dar prezenţa sa atît în Nipru, cît şi în Nistru şi marea asemănare dintre ihtiofauna Niprului şi cea a Bugului fac să nu avem nici un dubiu asupra prezenţei sale în bazinul ultimului fluviu. Specia trăişte în fluvii şi în cursul inferior al rîurilor. În bazinul Dunării a fost semnalată doar în România, Ucraina Transcarpatică (Tisa) şi Cehoslovacia; însă, pe baza ecologiei sale şi a abundenţei în rîurile din Banat, Crişana şi Slovacia, putem da ca sigură prezenţa ei în Dunăre în Austria, în Dunăre şi Tisa în Ungaria şi Iugoslavia, precum şi în cursul inferior al Savei, Dravei şi Moravei; considerăm însă puţin probabilă prezenţa speciei în Bavaria (unde Dunărea este un rîu de munte) şi în afluenţii Dunării din Bulgaria (care au un curs repede) şi exclusă prezenţa sa în Prutul superior în R. S. S. Ucraineană. Pe harta alăturată (fig. 11) am trasat, pe baza datelor şi a considerentelor de mai sus, limita probabilă a arealului speciei în bazinul Dunării, simţitor mai la vest de ultimele localităţi în care specia a fost constatată.

Thymallus thymallus (lipanul), specie de munte răspîndită în cea mai mare parte a Europei; la noi, ea este frecventă în Transilvania şi nordul Moldovei; în Muntenia trăieşte numai în Argeş şi Buzău, în Oltenia doar în Lotru; lipseşte în afluenţii Dunării din Bulgaria, însă există în rîul Morava din Iugoslavia. În figura 12 se redă limita sudică a arealului speciei în bazinul Dunării astfel, încît să nu depăşească nici unul din punctele în care ea a fost semnalată.

Gobio uranoscopus (porcuşorul de vad), specie endemică în bazinul Dunării, proprie porţiunilor cu apă repede ale rîurilor din zonele submontană şi colinară. Specia este semnalată în cîteva localităţi izolate din Bavaria, Austria, Cehoslovacia şi Iugoslavia, dar din numeroase localităţi din România, Ucraina Transcarpatică şi Bulgaria. Ţinînd seama de ecologia speciei şi de dificultatea cu care ea este colectată, am trasat limitele arealului ei astfel, încît să înglobeze toate rîurile de munte din bazinul Dunării, inclusiv cele din regiuni în care specia nu a fost încă semnalată (Alpii Dinarici, Muntenegru, Prutul superior), nu însă rîuri ca Bîrladul şi Vedea, despre care ştim că nu au curs de munte (fig. 13).

Sabanejewia romanica (nisipariţa), specie proprie rîurilor nisipoase din zona submontană şi de coline, cu arealul limitat la afluenţii Mureşului din sud-vestul Transilvaniei (între Sebeş şi Cerna hunedoreană) şi la bazinele rîurilor Topolniţa, Jiu, Olt (din Ţara Făgăraşului în aval), Vedea şi Argeş în România şi Isker în Bulgaria. Am trasat arealul speciei astfel încît să înglobeze şi acei afluenţi ai Mureşului situaţi între Sebeş şi Cerna, din care specia nu a fost încă semnalată, nu însă rîul Dobra, situat

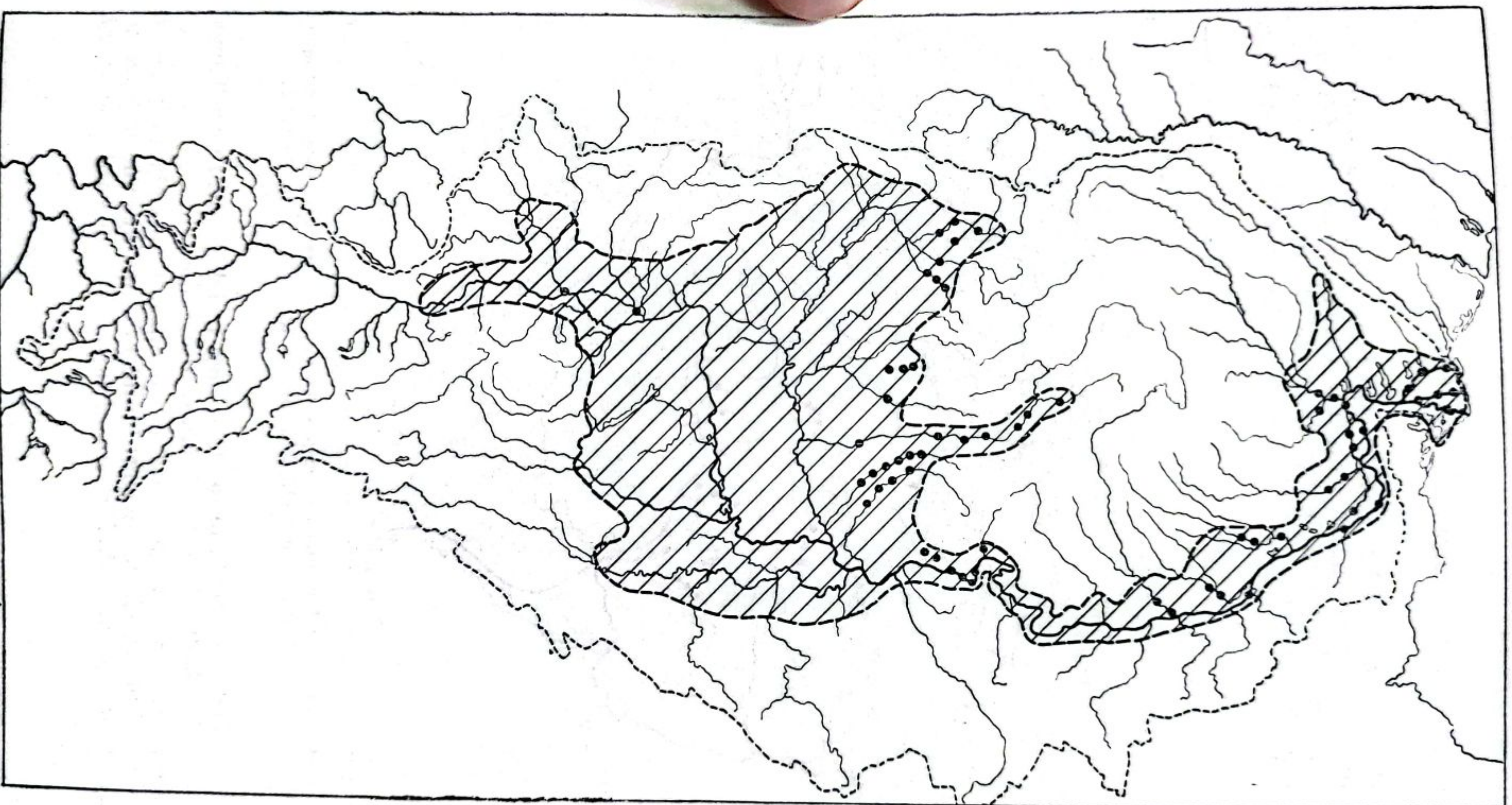


Fig. 11. — Arealul probabil al lui *Gobio albipinnatus* în bazinul Dunării; arealul considerat probabil depășește cu mult ultimele puncte de găsire a speciei, îndeosebi în sud vest (orig.).

la vest de Cerna; am înglobat şi toţi afluenţii de munte ai Jiului şi cei ai Oltului din Oltenia şi Făgăraş, nu însă cursul superior al Oltului, în care condiţiile ecologice diferă de cele din restul rîurilor de munte în care trăieşte specia. De asemenea, nu am inclus nici rîurile Blahniţa şi Drincea

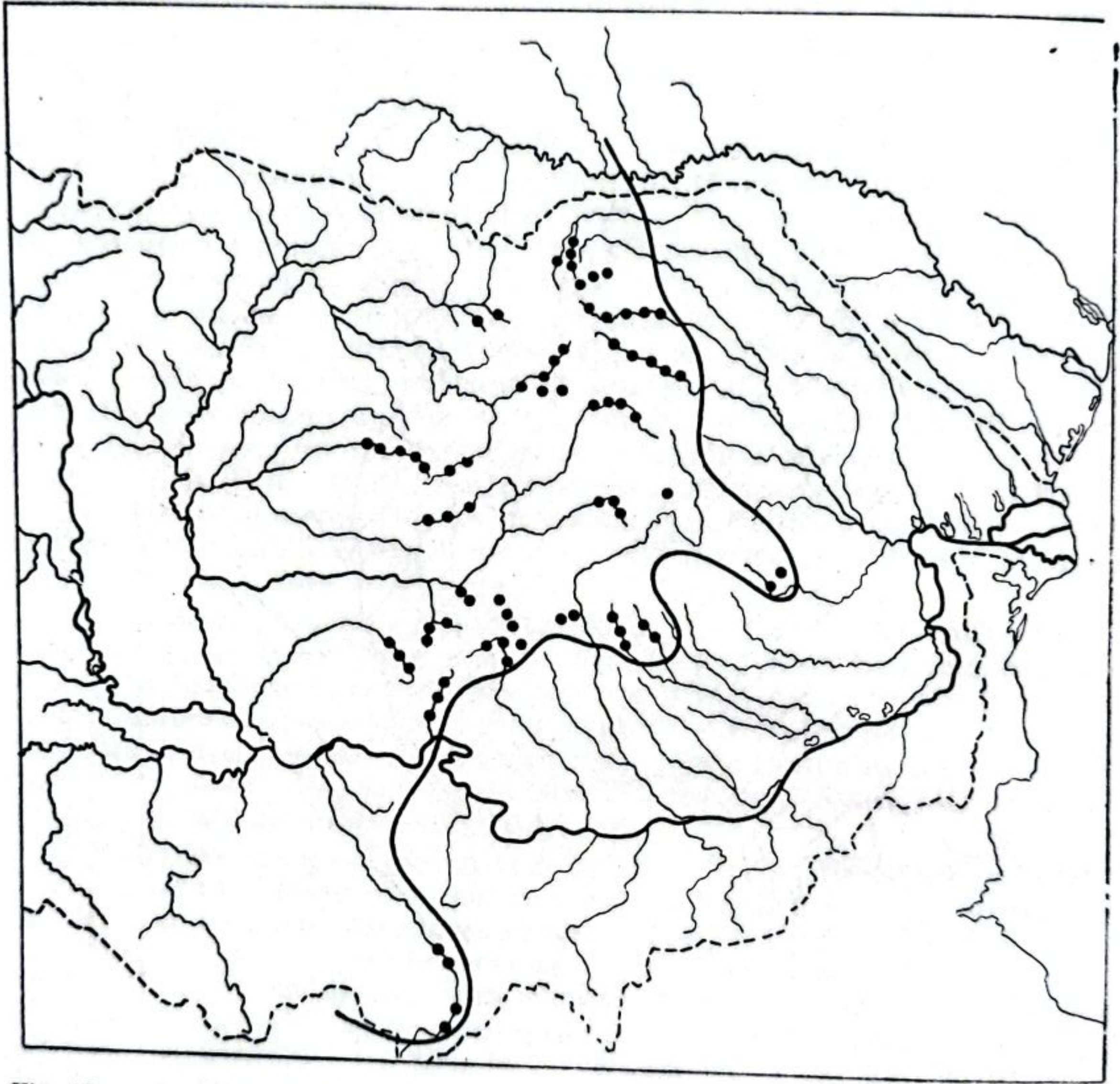


Fig. 12. — Limita arealului lipanului (*Thymallus thymallus*) în partea estică a bazinului Dunării; limita corespunde exact ultimelor puncte de găsire a speciei (orig.).

din vestul Olteniei şi, cu toată prezenţa speciei în Isker, nici rîurile Timok, Ogosta, Lom şi ceilalţi afluenţi ai Dunării din Bulgaria.

Aceste patru exemple ne arată în ce măsură specialistul poate fi îndreptăţit să suplinească insuficienţa datelor de care dispune în momentul în care trasează arealul. Remarcăm faptul că, în cazul celor două

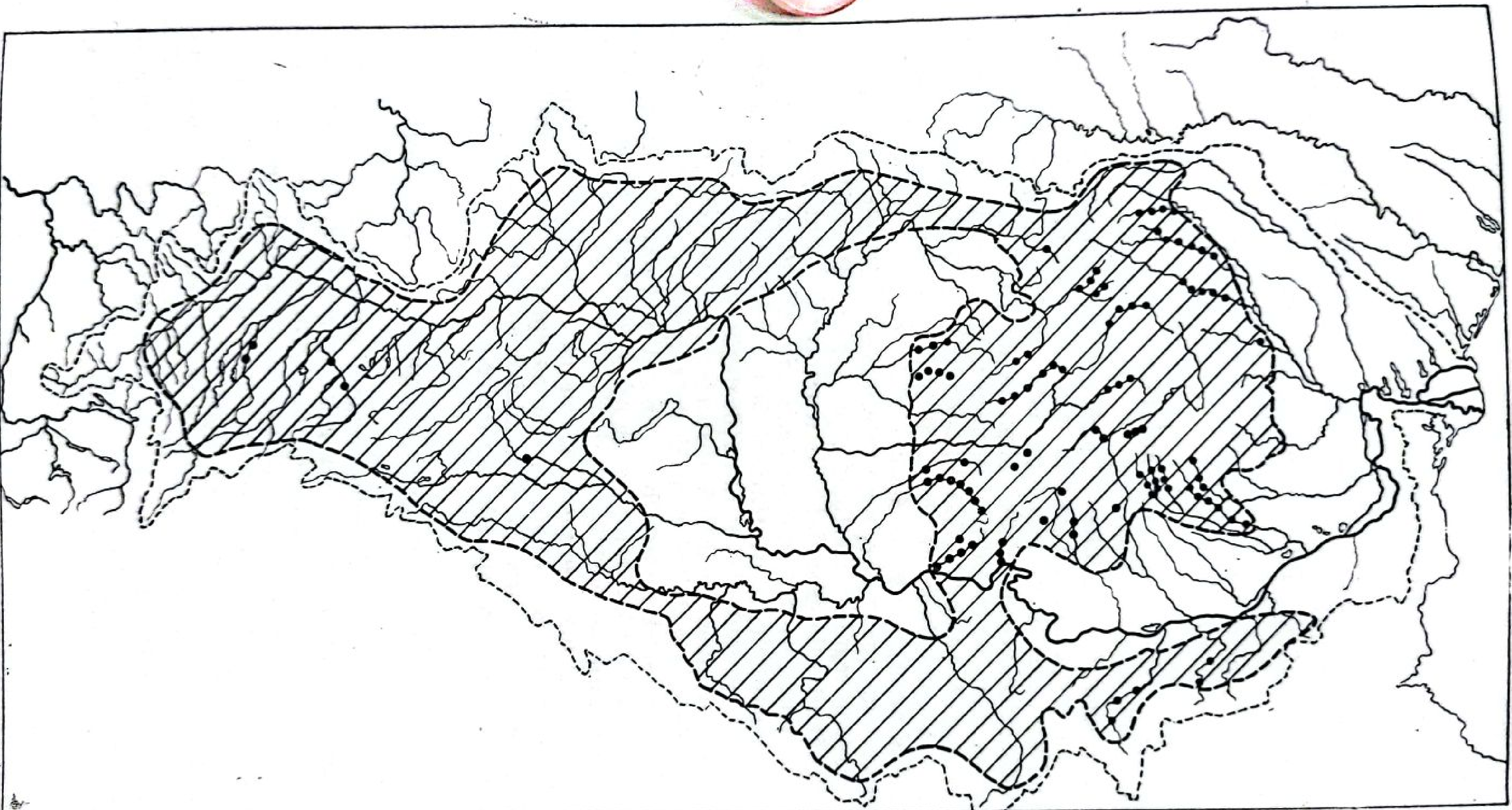


Fig. 13. — Arealul probabil al lui *Gobio uranoscopus* în bazinul Dunării; s-au inclus în arealul probabil toate zonele muntoase din bazin, unele din ele situate la mare distanță de punctele de găsire a speciei (orig.).

specii de *Gobio*, ne-am considerat îndreptăţiţi să trasăm limitele arealului destul de departe de ultimele localităţi, iar în cazul celorlalte două specii ne-am ţinut strict de datele concrete de care dispunem. De altfel, completarea pe hartă a datelor de pe teren este totodată provizorie, deoarece adesea cercetările pe teren aduc o serie de surprize.

MĂRIMEA AREALULUI

Mărimea arealului speciilor variază extrem de mult; există specii cu adevărat cosmopolite, răspîndite în toate continentele sau oceanele, şi specii al căror areal cuprinde cîte o singură insuliţă, un lac sau o peşteră. Mărimea arealului depinde de combinaţia unui număr foarte mare de factori: vechimea, respectiv istoria geologică a speciei, valenţa sa ecologică, posibilităţile de răspîndire activă sau pasivă şi chiar întîmplarea. S-a emis de către J. C. Willis (1922) regula „Age and Area" (vîrstă şi areal), conform căreia cu cît o specie sau un taxon superior au o vechime mai mare, cu atît au avut mai mult timp să-şi extindă arealul. Dar regula nu este nici pe departe generală. Lăsînd la o parte faptul că ultimii descendenţi ai unor grupe vechi de animale, în trecut larg răspîndite—*Sphenodon*, *Latimeria*, *Nautilus* —, au un areal mic sau chiar foarte mic, se constată că la majoritatea speciilor mărimea arealului depinde mai mult de posibilităţile de răspîndire şi de valenţa ecologică decît de vechimea geologică a speciei. Arealele cele mai vaste le au nevertebratele cu posibilităţi mari de răspîndire pasivă, apoi păsările şi unele insecte şi chiroptere bune zburătoare, dintre animalele marine peştii buni înotători, iar dintre mamiferele terestre speciile cu posibilităţi de răspîndire activă.

În linii cu totul mari, se poate afirma că cele mai extinse areale le au animalele marine; cele dulcicole (cu excepţia celor cu posibilităţi de răspîndire pasivă) au arealele mai mici decît animalele terestre, iar cele mai mici areale le au speciile cavernicole.

RĂSPÎNDIREA SPECIILOR ÎN CADRUL AREALULUI

După cum am arătat, limitele arealului unei specii se obţin unindu-se punctele extreme în care acesta a fost găsit. Însă, în cadrul acestui areal, specia nu se întîlneşte peste tot, ci numai în localităţile care îi oferă condiţii corespunzătoare. Continuitatea răspîndirii speciei în interiorul arealului este deci în funcţie de continuitatea biotopului. O răspîndire absolut continuă şi uniformă în interiorul arealului pot să aibă numai unele specii marine planctonice. În cadrul domeniului marin bentonic apar unele discontinuităţi în răspîndire. Pentru animalele terestre, cele mai amănunţite date privitoare la răspîndirea speciilor le avem din Europa centrală, caracterizată printr-o răspîndire în mozaic a biotopurilor (alternanţă de păduri, petice de vegetaţie ierboasă, munţi), care

determină şi o serie de discontinuităţi în răspîndirea speciilor. În regiunile continentale, în care aceeaşi formaţiune vegetală se întinde aproape neîntrerupt pe suprafeţe foarte mari (taigaua siberiană, stepele aralo-caspice, savanele africane), răspîndirea speciilor ar putea teoretic să fie continuă, dar dispunem de prea puţine date exacte şi amănunţite. Existenţa de rase geografice bine individualizate la zebre şi la o serie de antilope africane (fără a mai vorbi de leu) indică însă că şi în răspîndirea acestor specii există o serie de întreruperi. Dintre animalele terestre, cele ale căror areale prezintă cele mai mari discontinuităţi sînt însă cele de munte, de exemplu capra neagră (*Rupicapra rupicapra*) (fig. 14), cele insulare şi cele cavernicole, cu excepţia celor al căror areal cuprinde cîte o singură insulă sau peşteră.

Şi mai discontinue sînt arealele animalelor de apă dulce. Bazinele fluviatile fiind izolate între ele, orice specie răspîndită în două sau mai multe bazine, chiar dacă acestea sînt vecine (de exemplu Dunărea şi Nistrul, Rinul, Elba şi Odra etc.), poate fi considerată ca avînd un arel discontinuu[14]. În cadrul aceluiaşi bazin fluviatil apar numeroase bariere ecologice: zone cu apă înceată sau stătătoare pentru speciile torenticole sau strict reofile, repezişurile pentru speciile stagnofile sau chiar potamofile etc. Ca şi în cazul animalelor terestre, cu cît o specie dulcicolă este mai legată de zonele de amonte, cu atît arealul său este mai fragmentat. Un exemplu foarte bun ni-l oferă patru specii de peşti din ţara noastră, aparţinînd aceluiaşi gen, *Gobio*, despre care a mai fost vorba şi care trăiesc toate în apă curgătoare, dar în diferite viteze ale apei.

Gobio albipinnatus, specie proprie Dunării şi cursului inferior al rîurilor; răspîndirea sa în ţară este continuă, populaţiile din rîuri fiind în contact cu cele din Dunăre şi Tisa; singură populaţia din Tîrnava Mare pare izolată de cea din Mureşul inferior printr-o lungă porţiune cu apă cu un curs repede.

Gobio kessleri, specie caracteristică rîurilor nisipoase de şes şi care lipseşte în Dunăre în amonte de gura Argeşului; răspîndirea speciei este discontinuă, în ţara noastră existînd 16 areale distincte (corespunzînd cîte unui rîu mare şi afluenţilor săi), despărţite prin Dunăre şi Tisa (de altfel deosebirile morfologice destul de mari dintre populaţiile legate geografic între ele — cea din Barcău şi cea din Crişul Negru, cea din Mureşul superior şi cel inferior etc. — arată că schimbul de gene este redus chiar în cadrul acestor 16 areale continue).

Gobio uranoscopus, specie limitată la zonele rapide ale rîurilor de munte şi deal; pînă în prezent au fost identificate în România 30 de populaţii izolate între ele şi este foarte probabil să mai existe încă alte 20–30.

Gobio gobio, specie mai ubiovistă, trăind îndeosebi în pîraie nisipoase, în parte nămoloase, apoi la munte, în număr redus în rîurile nisipoase

[14] Discontinuitatea incompletă, nu numai din cauza captărilor care intervin într-un ritm relativ frecvent, dar şi din cauză că în perioadele de inundaţie catastrofală se pot stabili scurte contacte între rîuri aparţinînd unor bazine diferite.

de şes şi lipsind total în Dunăre. În România se cunosc peste 100 de populaţii şi vor mai fi existînd tot pe atîtea, dar ele sînt mai incomplet izolate decît în cazul speciei precedente.

După cum se vede, specia din Dunăre are arealul neîntrerupt (sau cel mult fragmentat în două), pe cînd speciile de la munte au arealul fărîmiţat în zeci de fragmente.

Majoritatea întreruperilor în răspîndirea speciilor se datoresc discontinuităţii biotopului; se pune problema capacităţii speciei de a depăşi aceste întreruperi ale biotopului. Aceasta depinde atît de posibilităţile de răspîndire a animalului, cît şi de lăţimea zonei în care biotopul este întrerupt. Cînd o specie este capabilă să depăşească, măcar ocazional, întreruperile biotopului din cadrul arealului său, nu poate fi vorba de o adevărată discontinuitate a arealului. Să luăm, de exemplu, o specie de munte: capra neagră (*Rupicapra rupicapra*), răspîndită în munţii Europei, Asiei Mici şi Caucazului. Acest areal general este fragmentat în 7 areale secundare, corespunzînd Pirineilor, Alpilor, Apeninilor, Carpaţilor, Dinaricilor, Caucazului şi Taurusului (M. A. Couturier, 1938; *H. Lüers* şi *H. Ulrich*, 1954) (fig. 14). Între populaţiile locuind fiecare din aceste lanţuri muntoase există o izolare perfectă, fiind total imposibil ca animalul să străbată sutele de kilometri de cîmpie care separă aceste lanţuri muntoase. Dar o fragmentare a arealului are loc şi în cadrul fiecărui lanţ muntos; de exemplu, în Carpaţi, specia trăieşte în Retezat (inclusiv Ţarcu, Godeanu etc.), Parîng (inclusiv Munţii Lotrului) Făgăraş, Piatra Craiului, Bucegi, Ciucaş, Tatra şi, în urmă cu cîteva decenii, în Munţii Rodnei. Populaţiile din fiecare din aceste masive sînt în genere izolate între ele, deşi un schimb de exemplare are loc relativ frecvent în zilele noastre între Bucegi, Piatra Craiului şi Făgăraş, iar cu aproximativ un secol în urmă era posibil, cel puţin în cursul iernii, un schimb de exemplare între Făgăraş şi Munţii Lotrului (respectiv Parîng) şi chiar între Parîng şi Retezat. Din contră, populaţia din Munţii Rodnei este total izolată de cele din Carpaţii Meridionali, iar un schimb ocazional şi indirect între ele putea să aibă loc numai într-o perioadă mai depărtată, cînd specia era răspîndită şi în alte masive din Carpaţii Răsăriteni. Cît despre legăturile dintre populaţiile din Carpaţi şi cele din Alpi sau Dinarici, ele au fost posibile numai în perioada glacială.

Să discutăm cazul a două dintre speciile de peşti amintiţi mai sus: *Gobio albipinnatus* şi *G. uranoscopus*. Am arătat că populaţia din Tîrnava Mare a primei specii este izolată, în condiţii normale, de populaţia din Mureşul inferior şi deci de cele din Tisa şi Dunăre; dar izolarea este relativă, deoarece un schimb de exemplare poate avea loc în condiţii excepţionale (ape mari, care antrenează în jos exemplare din Tîrnava, sau, din contră, ape foarte mici, care determină scăderea vitezei curentului şi permit urcarea unor exemplare din Mureş). Cît despre *G. uranoscopus*, am arătat că el este reprezentat în apele noastre prin cel puţin 30 de populaţii (probabil 50—60), care în mod normal sînt izolate, dar ocazional se pot stabili contacte între unele din ele, de exemplu între cea din

Someșul Mare și cea din Someșul Mic (exemplare antrenate la ape mari dintr-unul din aceste rîuri în cursul inferior al Someșului urcă ulterior în celălalt rîu), între populațiile din Crișuri, din afluenții Mureșului etc. În schimb, în condițiile actuale nu este în nici un fel posibil un schimb de exemplare între populațiile din bazinul Someșului, al Mureșului și

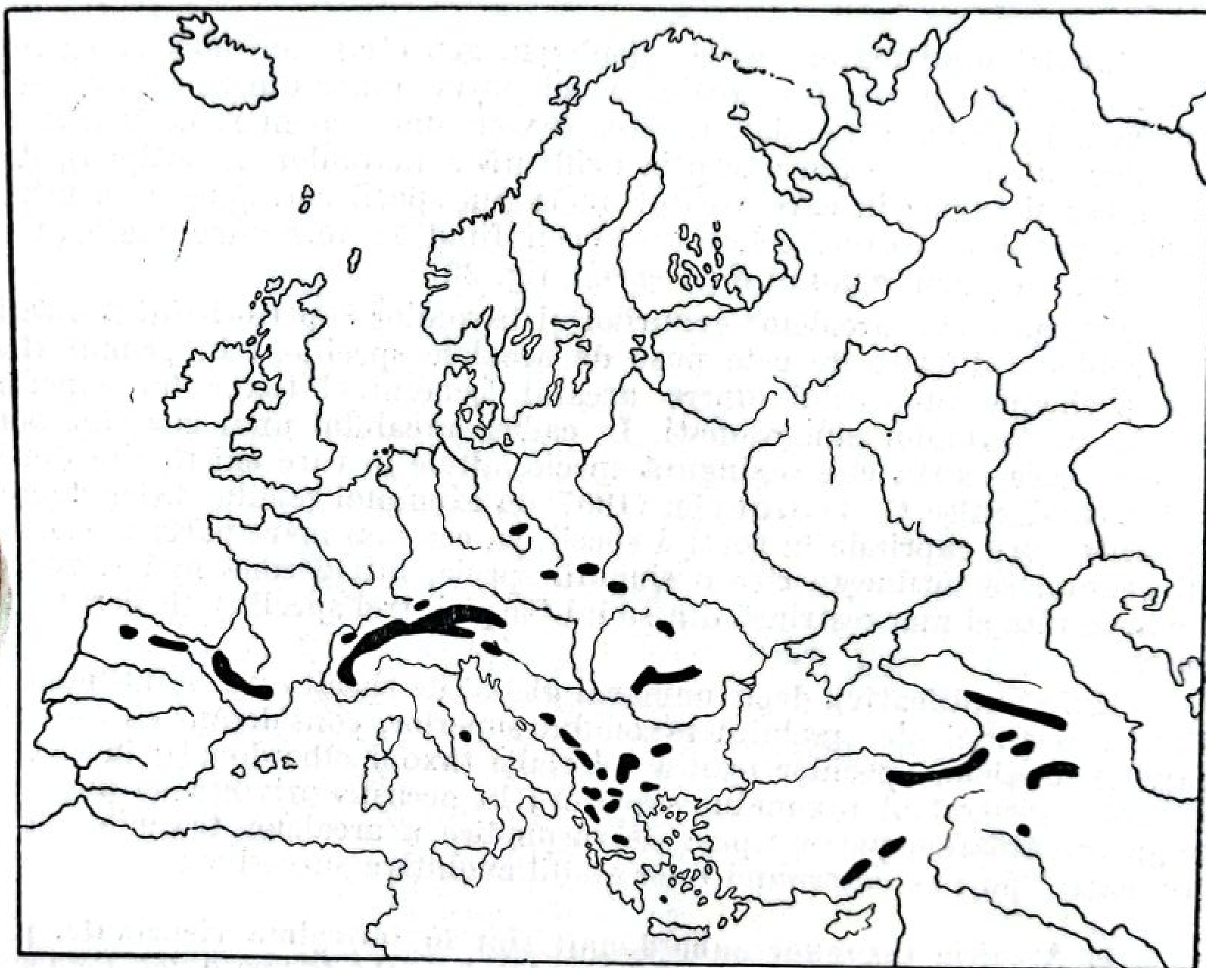


Fig. 14. — Exemplu de areal discontinuu : arealul caprei negre (*Rupicapra rupicapra*) (după M. A. Couturier, 1938).

al Argeșului, deși toate aceste rîuri sînt legate prin Tisa și Dunăre. Multe dintre speciile de păsări, insecte, reptile și chiar mamifere din insule nu prea depărtate de continent au putut ajunge acolo în condițiile geografice actuale, traversînd brațele marine ; este deci tot o discontinuitate relativă a arealului, relativitatea depinzînd de frecvența cu care are loc pătrunderea de exemplare din continent pe insulă, iar această frecvență o putem oarecum deduce din gradul de diferențiere morfologică și genetică a populațiilor insulare. Cînd acestea diferă mult de cele continentale, ajungînd să fie considerate subspecii distincte, putem aprecia izo-

larea lor aproape perfectă; cînd însă are loc o cvasiidentitate morfologică (în sens statistic), înseamnă că aportul de indivizi de pe continente este aproape permanent, iar izolarea populaţiei insulare este numai aparentă.

AREALELE TAXONILOR SUPRASPECIFICI

Arealul unui taxon superior (subgen, gen etc.) cuprinde întreg teritoriul care face parte din arealul a cel puţin unuia dintre taxonii subordonaţi. În general, arealele acestor taxoni sînt mai mari decît cele ale speciilor subordonate (cu excepţia evidentă a taxonilor monotipici), deşi se cunosc şi cazuri în care arealul uneia din specii corespunde cu întreg arealul genului, arealul celorlalte specii fiind în întregime înglobat în cel al primei (cazul genului *Saurogobio*, fig. 20).

Interpretarea arealelor genurilor şi taxonilor superiori ridică o serie de probleme diferite de cele puse de arealele speciilor; în primul rînd este problema raportului dintre arealul general al taxonului superior şi cele ale taxonilor subordonaţi. În cadrul arealului unui gen sînt porţiuni în care există cîte o singură specie, altele în care există cîte două, trei sau mai multe. G. de Lattin (1967) dă exemplul genului de lepidopter *Cynaeda*, care cuprinde în total 4 specii. În cea mai mare parte a arealului genului se întîlneşte cîte o singură specie, într-o zonă mai restrînsă două, în alta şi mai restrînsă din sudul Caspicii trei specii şi nicăieri toate patru.

Mai semnificativă decît numărul global de specii care se întîlnesc în diferite porţiuni ale arealului taxonului superior, considerăm că este repartiţia arealelor speciilor (sau a celorlalţi taxoni subordonaţi) în cadrul arealului general al taxonului superior; în această privinţă se pot distinge următoarele patru tipuri de răspîndire a arealelor taxonilor subordonaţi, tipuri ce corespund unor stadii evolutive succesive:

1. **Arealele taxonilor subordonaţi sînt în întregime vicariante.** [Ca exemplu putem da: 4 specii ale subgenului de crabi de apă dulce *Potamon* s. str. (*fluviatilis* în Italia şi Dalmaţia, *ibericum* în jurul Mării Negre, estul Peninsulei Balcanice şi Transcaucazia, *potamios* din centrul Asiei Mici pînă în Peninsula Sinai şi vestul Iranului, *gedrosianum* în Afganistan) (fig. 15) (*R.* Bott, 1967); cele 3 specii ale subgenului de peşti *Rheogobio* din genul *Gobio* (*G. uranoscopus* în bazinul Dunării, *G. ciscaucasicus* în rîurile de la nord de lanţul Caucaz, *G. rivuloides* în fluviul Huanhe din R.P. Chineză) (fig. 16).

În cazul perfectei vicarianţe geografice, se pune problema dacă taxonii respectivi sînt specii distincte sau subspecii. Am arătat în capitolul precedent că, atît timp cît două forme animale înrudite, diferenţiate între ele prin izolare geografică, nu ajung să coexiste fără a se hibridiza, nu avem siguranţa că ele sînt specii distincte. Se apelează în asemenea cazuri la argumente morfologice (diferenţe morfologice tot

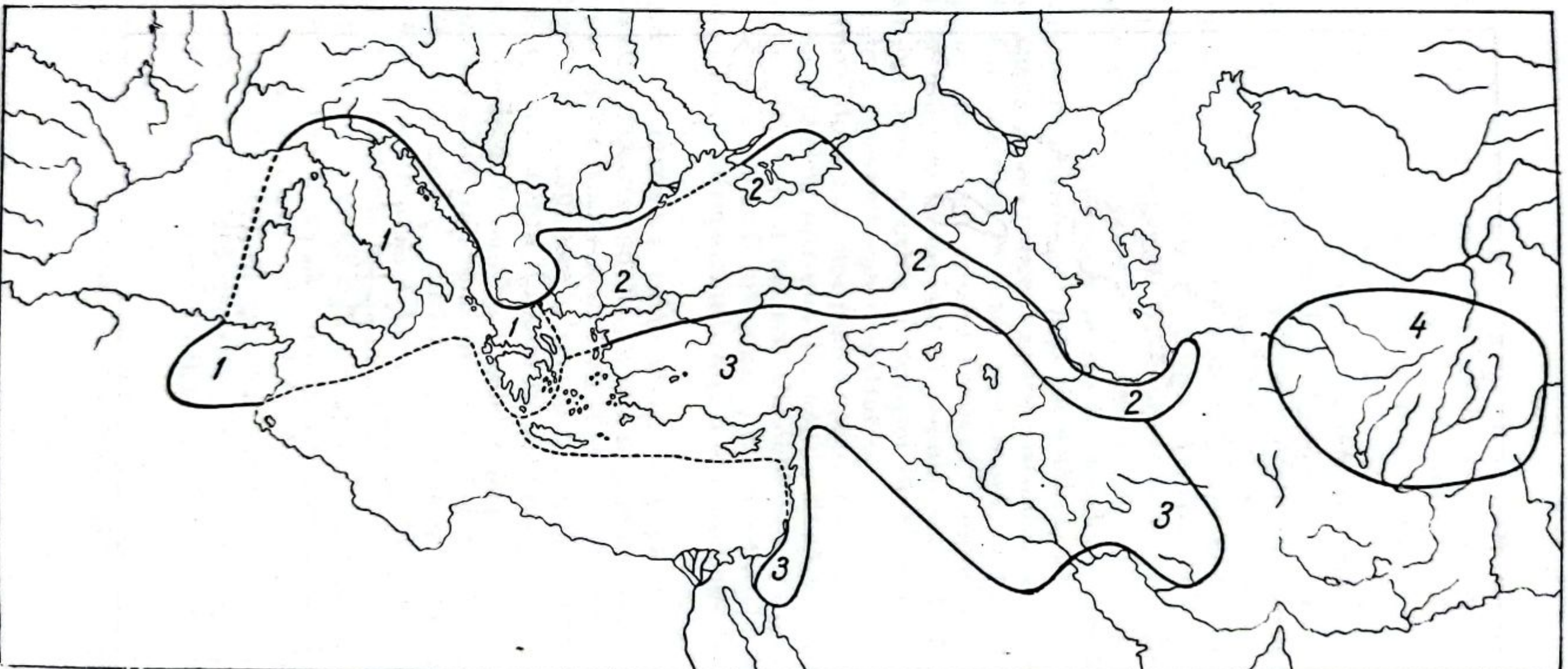


Fig. 15. — Exemplu de specii înrudite total vicariante, cu areale contigue: crabii de apă dulce din subgenul *Potamon* s. str. *1*, *Potamon fluviatilis*; *2*, *P. ibericum*; *3*, *P. potamios*; *4*, *P. gedrosianum* (după R. Bott, 1967, simplificat).

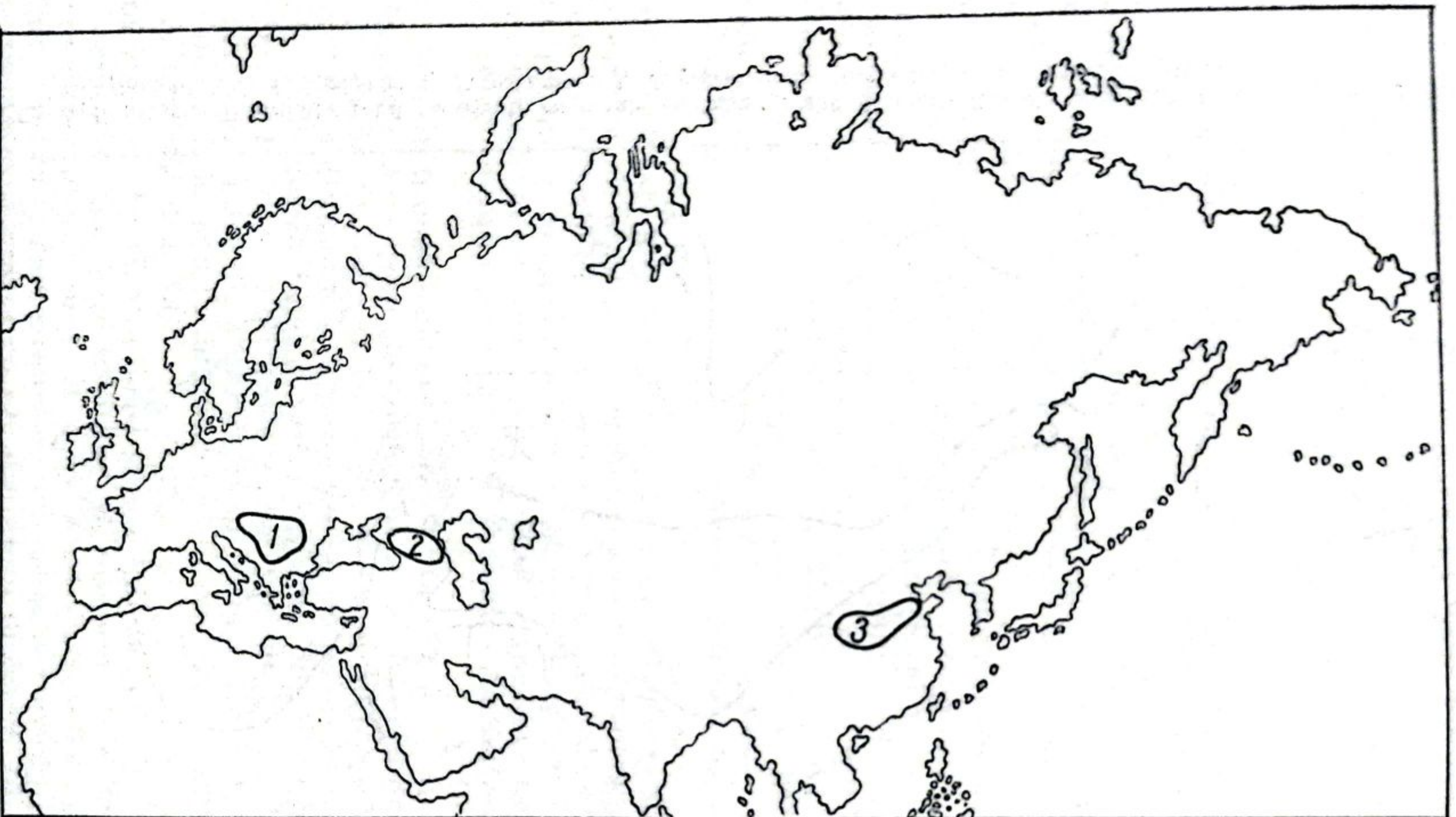


Fig. 16. — Exemplu de specii înrudite vicariante cu areale distanțate: speciile subgenului *Rheogobio*. 1, *Gobio uranoscopus*; 2, *G. ciscaucasicus*; 3, *G. rivuloides* (orig.).

atît de pronunțate ca între două specii coexistente și izolate reproductiv sau lipsa unei intergradări morfologice etc.), care nu sînt absolute. Un criteriu mai sigur, dar la care nu știm să se fi apelat în asemenea cazuri, este dovada experimentală a intersterilității [15].

În unele cazuri, arealele speciilor vicariante sînt contigue sau foarte apropiate, fiind însă separate prin bariere puternice, care împiedică pătrunderea unei specii în arealul celeilalte, de exemplu speciile subgenului *Potamon* citate mai sus (bariera fiind reprezentată de cumpăna apelor dintre bazinele fluviatile diferite în care trăiesc aceste specii). Un alt caz de specii vicariante cu arealele contigue este perechea de pești *Acerina schraetser* (bazinul Dunării) — *A. acerina* (bazinele Nistrului, Bugului, Niprului și Donului), bariera fiind reprezentată tot de cumpăna apelor.

În alte cazuri, cum este cel amintit al speciilor subgenului *Rheogobio* sau al celor două specii de *Bison*, arealele speciilor sînt situate la distanță destul de mare unul față de celălalt, astfel încît arealul taxonului superior (gen sau subgen) apare discontinuu. Discontinuitatea este în majoritatea cazurilor recentă, cuaternară, și putem presupune că la sfîrșitul pliocenului, cînd arealul taxonului superior era continuu, speciile actuale erau legate de un lanț de populații intergradante, așa încît erau încă subspecii; abia în urma dispariției în pleistocen a formelor intergradante, ele au devenit specii distincte.

Pentru ca două sau mai multe specii bune să fie perfect vicariante, trebuie să se integreze într-una din aceste două categorii (arealele contigue, dar despărțite prin bariere absolute sau areale distanțate), deoarece, dacă arealele lor ar fi învecinate, dar neseparate prin bariere puternice, ar avea loc o întrepătrundere și o suprapunere parțială a arealelor.

2. **Arealele taxonilor subordonați sînt parțial vicariante.** Faptul că arealele sînt în parte (adesea în cea mai mare parte) vicariante dovedește că speciile respective s-au format prin izolare geografică, iar faptul că în zonele de suprapunere a arealului speciile coexistă fără intergradare sau hibridizare atestă izolarea lor reproductivă.

Acest tip de distribuire a arealelor poate îmbrăca diferite aspecte. În unele cazuri, suprapunerea arealelor se face pe suprafețe mici, așa încît se poate ușor recunoaște care erau arealele inițiale, vicariante, zonele de suprapunere a arealelor fiind ocupate ulterior. Este cazul, deja amintit, al perechilor de specii formate în cursul glaciației în sud-estul și sud-vestul Europei și care în postglacial s-au extins spre nord, ajungînd să coexiste pe o largă fîșie din Europa centrală: *Bombina bombina* și *B. variegata*, *Rana esculenta* și *R. ridibunda*, *Luscinia megarhynchos* și *L. luscinia* etc. (fig. 10). Remarcăm că izolarea reproductivă în cazul primei perechi nu este încă perfectă: în zona de suprapunere a arealelor se întîlnesc populații întregi constînd din hibrizi și, dacă totuși cele două

---

[15] Se cunosc numeroase cazuri de specii izolate reproductiv în natură, dar care în laborator sînt interfertile; în schimb, intersterilitatea în laborator presupune neapărat izolarea reproductivă și în natură.

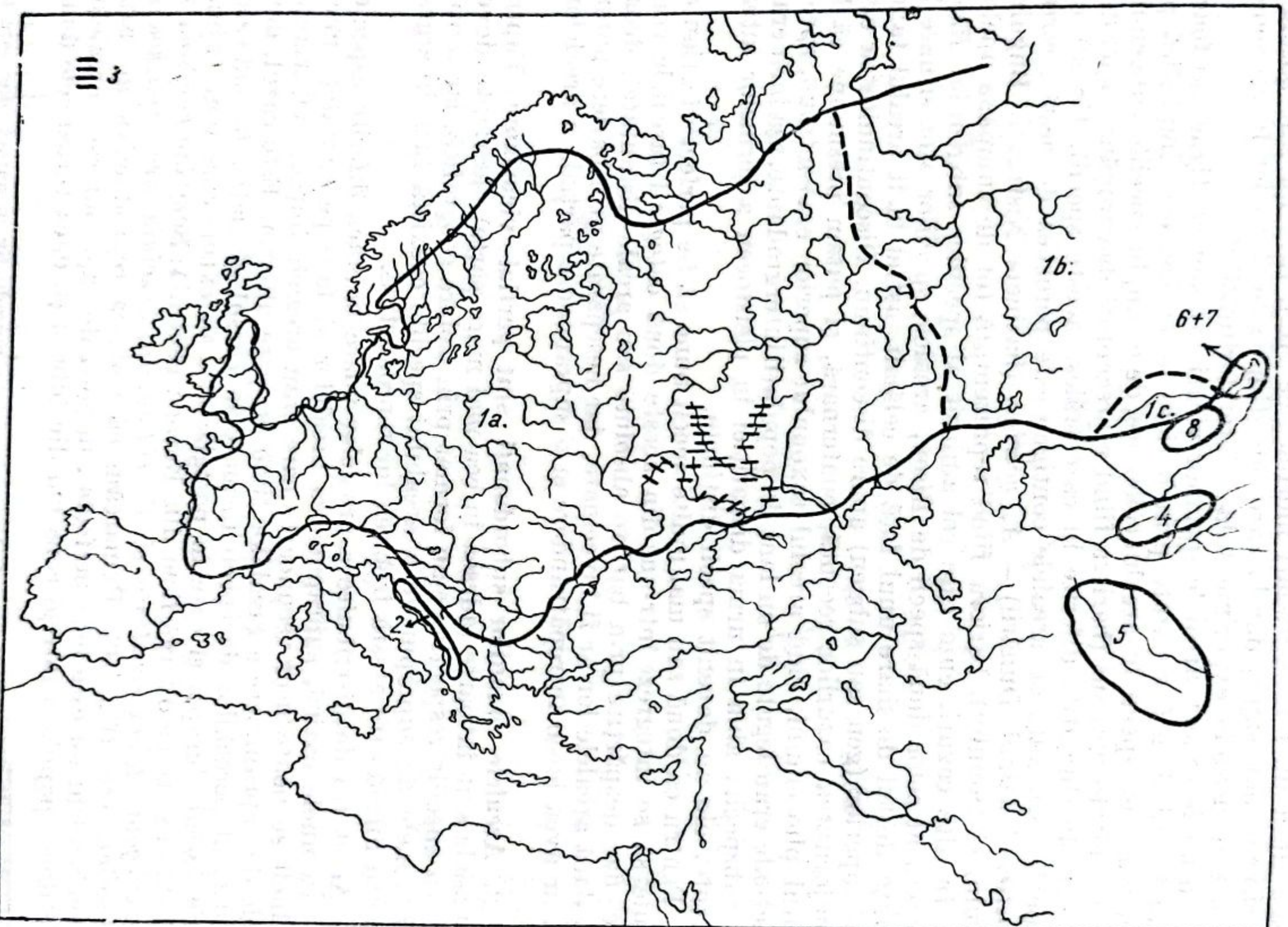


Fig. 17. — Exemplu de specii înrudite în cea mai mare parte vicariante: speciile subgenului *Leuciscus* s. str. *1*, *L. leuciscus* (3 subspecii); *2*, *L. svallize*; *3*, *L. danilewskii* (coexistent cu *L. leuciscus*); *4*, *L. lehmanni*; *5*, *L. latus*; *6*, *L. schmidti*; *7*, *L. bergi* (coexistent cu specia precedentă); *8*, *L. lindbergi* (după P. Bănărescu, 1964).

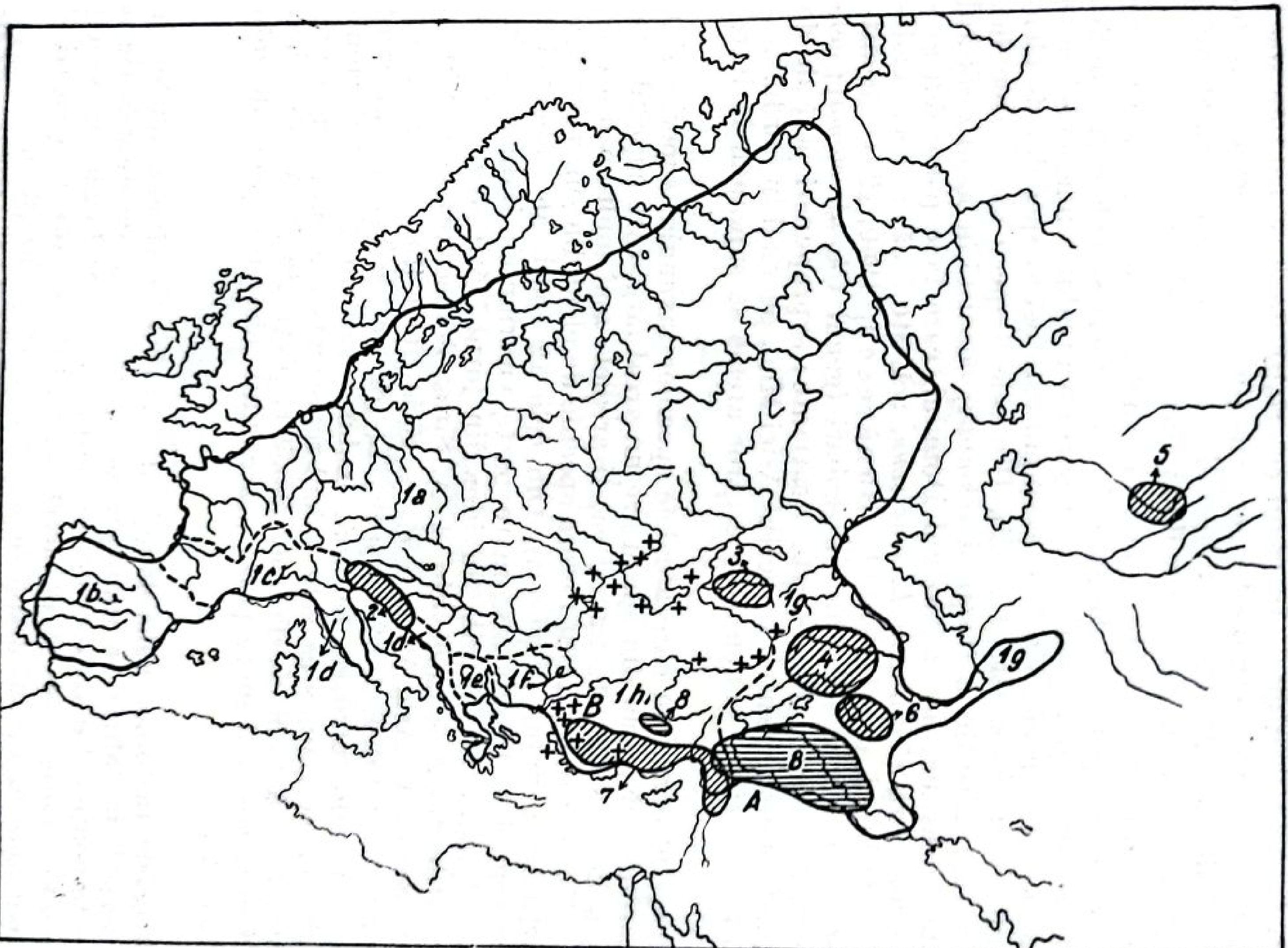


Fig. 18. — Exemplu de specii înrudite în cea mai mare parte vicariante: speciile subgenului *Squalius*. 1, *Leuciscus cephalus* (8 subspecii); 2, *L. illyricus*; 3, *L. aphipsi*; 4, *L. agdamicus*; 5, *L. squaliusculus*; 6, *L. ulanus* și *L. gaderanus*; 7, *L. berak*; 8, *L. lepidus*; A, *L. spurius*; B, *L. cephaloides*; + *L. borysthenicus* (după P. Bănărescu, 1964).

specii se menţin în cea mai mare parte a acestei zone izolate reproductiv, aceasta se datorește izolării ecologice : *B. bombina* trăieşte la cîmpie, *B. variegata* la deal şi munte. În cazul celorlalte două perechi de specii amintite, izolarea reproductivă este perfectă (în parte datorită unui decalaj al epocii de reproducere), deşi speciile respective se aseamănă morfologic mai mult între ele decît cele două specii de *Bombina*.

În alte cazuri, majoritatea arealelor speciilor sînt vicariante, dar anumite zone sînt ocupate în întregime de către două sau chiar mai multe specii ale taxonului supraspecific sau o parte a arealului unei specii este ocupat şi de a doua specie. Un bun exemplu este cel al speciilor de cleni din subgenul *Leuciscus* s. str. (fig. 17). Din cele 8 specii ale subgenului, 5 sînt vicariante, alte două (*bergi* şi *schmidti*) coexistă în lacul Issîk-kul şi în afluenţii acestuia, iar în bazinul Donului, care face parte din arealul speciei mai larg răspîndite *L. leuciscus*, trăieşte încă o specie endemică a subgenului: *L. danilewskii* (P. Bănărescu, 1960, 1964). Asemănătoare este răspîndirea speciilor de scobari (genul *Chondrostoma*); cele 10 specii sînt în cea mai mare parte vicariante; suprapuneri parţiale de areale au loc în sudul Franţei, în vestul Asiei Mici, pe cînd în nordul Italiei coexistă două specii endemice ale căror areale se suprapun în întregime.

În fine, sînt cazuri în care arealele speciilor taxonului superior sînt mici şi vicariante, dar una din specii are un areal larg, care cuprinde, pe lîngă o zonă în care trăieşte numai ea, şi arealele mai multora din celelalte specii. Un bun exemplu ni-l oferă speciile de cleni din subgenul *Squalius* (aparţinînd genului *Leuciscus*). Din cele 12 specii ale subgenului, 11 au areale mici şi în cea mai mare parte vicariante : Dalmaţia, fluviul Kuban, limanurile şi gurile fluviilor din jurul Mării Negre, diferite bazine fluviatile din Asia Mică, din R. A. Siria, Transcaucazia şi bazinul Mării Aral. Numai în Asia Mică şi R. A. Siria unele din areale se suprapun parţial sau total. A 12-a specie, *L.* (*Sq.*) *cephalus*, are un areal vast, care cuprinde întreaga Europă, inclusiv centrul şi vestul continentului, Spania etc., unde ea este unicul reprezentant al subgenului, precum şi Dalmaţia, Asia Mică, Transcaucazia şi părţi din R. A. Siria, cuprinzînd deci şi cea mai mare parte a arealului celorlalte specii ale subgenului (fig. 18).

3. Arealele taxonilor subordonaţi sînt unele vicariante, altele se întretaie parţial, iar altele se suprapun total. Acest tip de distribuţie a arealelor este poate cel mai frecvent în cadrul genurilor bogate în specii bine şi de mult diferenţiate. După acest tip sînt distribuite în general şi arealele genurilor în cadrul arealelor subfamiliilor şi familiilor.

Ca exemplu putem lua genul de peşti *Microphysogobio*, răspîndit în Asia estică. Din cele 9 specii ale sale, unele au areal restrîns (*yaluensis* în rîul Yalu, *exiguus* în fluviul Siţzian etc.), una are areal discontinuu (*tafangensis* în peninsula Coreea şi în provincia Cijetzian din sud-estul R. P. Chineze), altele areal larg (*tungtingensis* din bazinul Amuru-

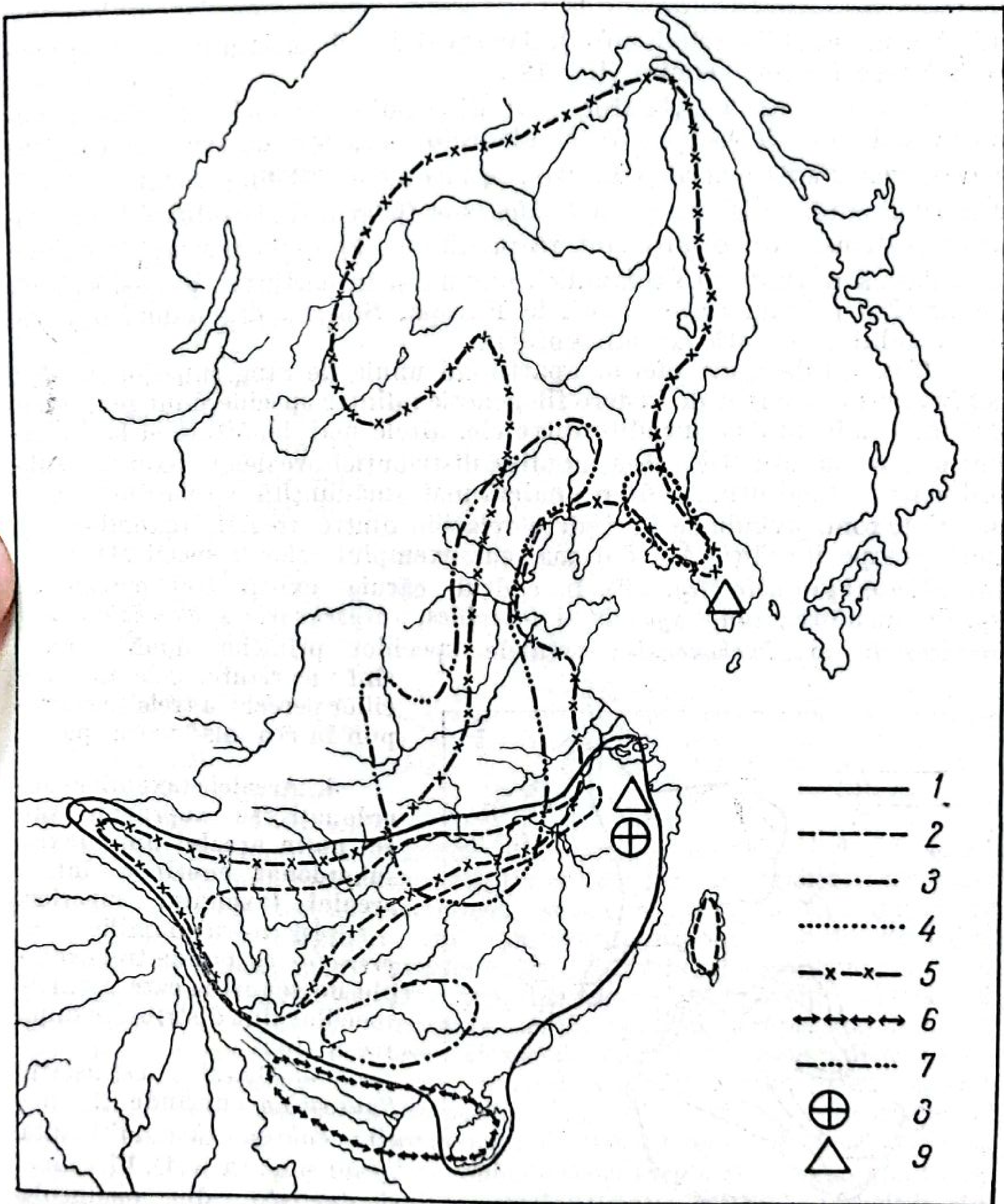


Fig. 19. — Exemplu de gen la care arealele speciilor sînt unele vicariante, altele se întretaie total, altele parțial: genul *Microphysogobio*. 1, *M. kachekensis*; 2, *M. brevirostris*; 3, *M. exiguus*; 4, *M. yaluensis*; 5, *M. tungtingensis*; 6, *M. labeoides* (înrudit și vicariant cu precedentul); 7, *M. chinssuensis*; 8, *N. chehsienensis* (înrudit și vicariant cu precedentul); 9, *M. tafangensis* (cu areal discontinuu) (orig.).

lui pînă în cel al Ianţzîţzianului), dar arealul nici uneia din specii nu acoperă întreg arealul genului (fig. 19).

Într-un mod asemănător sînt distribuite arealele speciilor genului de trihopter *Himalopsyche* şi ale celor 4 grupe de specii din cadrul acestui gen (F. Schmid şi L. Botoşăneanu, 1966), precum şi arealele genurilor subfamiliei de peşti *Gobioninae* (6 genuri ale subfamiliei au un areal restrîns, alte genuri sînt răspîndite în aproape întreaga porţiune est-asiatică a arealului subfamiliei, dar nu şi în porţiunea euro-siberiană, iar arealul genului *Gobio* cuprinde Europa, Siberia, dar numai o parte a arealului est-asiatic al subfamiliei).

Taxonii de rang inferior aparţinînd unuia de rang superior nu sînt echivalenţi din punct de vedere filogenetic; dintre speciile unui gen, unele sînt mai îndeaproape înrudite între ele, altele mai depărtate şi la fel genurile unei familii. De aceea, analiza distribuţiei arealelor taxonilor subordonaţi trebuie urmată de o analiză mai amănunţită a relaţiilor dintre aceşti taxoni, avîndu-se în vedere relaţiile dintre arealele taxonilor mai îndeaproape înrudiţi. Am dat mai sus exemplul celor 9 specii ale genului *Microphysogobio* (*fig.* 19), în cadrul căruia există trei perechi de specii înrudite: *tungtingensis* şi *labeoides*, *chinssuensis* şi *chenhsienensis*, *brevirostris* şi *kachekensis*; arealele speciilor primelor două perechi sînt vicariante, cele ale speciilor perechii a treia se suprapun în cea mai mare parte.

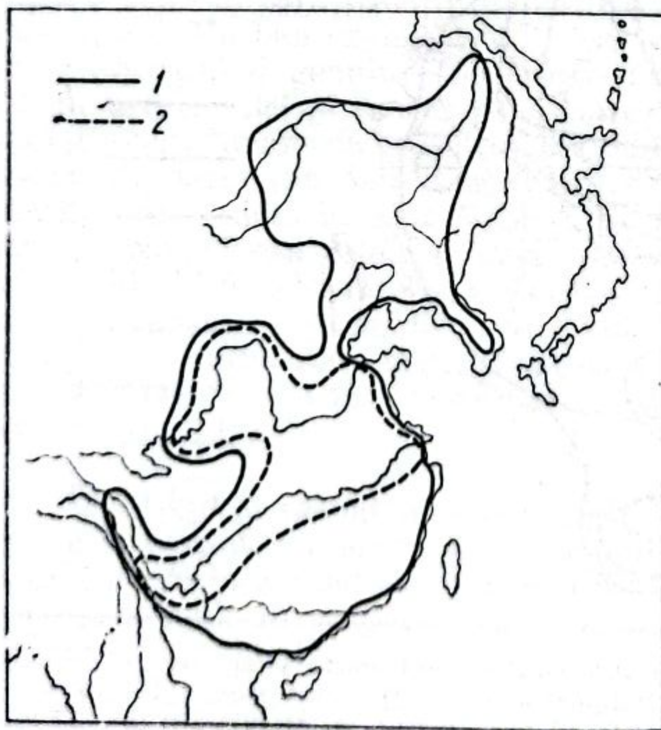


Fig. 20. — Exemplu de gen la care arealul unei specii coincide cu cel al genului, înglobînd total arealul celeilalte specii: genul *Saurogobio*. *1*, *S. dabryi*; *2*, *S. dumerili* (orig.).

4. Arealele taxonilor subordonaţi se suprapun sau cel puţin arealul unui taxon subordonat cuprinde întreg arealul taxonului superior.

În cadrul familiei *Cyprinidae* se pot da trei exemple de genuri la care arealele speciilor sînt distribuite după acest tip:

— Genul est-asiatic *Saurogobio* cuprinde 2 specii: *dabryi*, răspîndită din Amur pînă în R. D. Vietnam, şi *dumerlii*, din peninsula Coreea pînă la Ianţzîţzian (fig. 20); arealul primei specii depăşeşte deci pe cel al ultimei atît la nord, cît şi la sud, corespunzînd exact arealului genului.

— Genul est-asiatic *Erythroculter* cuprinde 5 specii: *illishaeformis* (= *erythropterus*), din bazinul Amurului pînă în R. D. Vietnam, *dabryi* şi *mongolicus*, din Amur pînă în Ianţzîţzian, *oxycephaloides*, endemic în Ianţzîţzian, şi *hypselonotus*, în sudul R. P. Chineze şi în R. D. Vietnam (fig. 21). Arealul primei specii cuprinde deci întreg arealul genului.

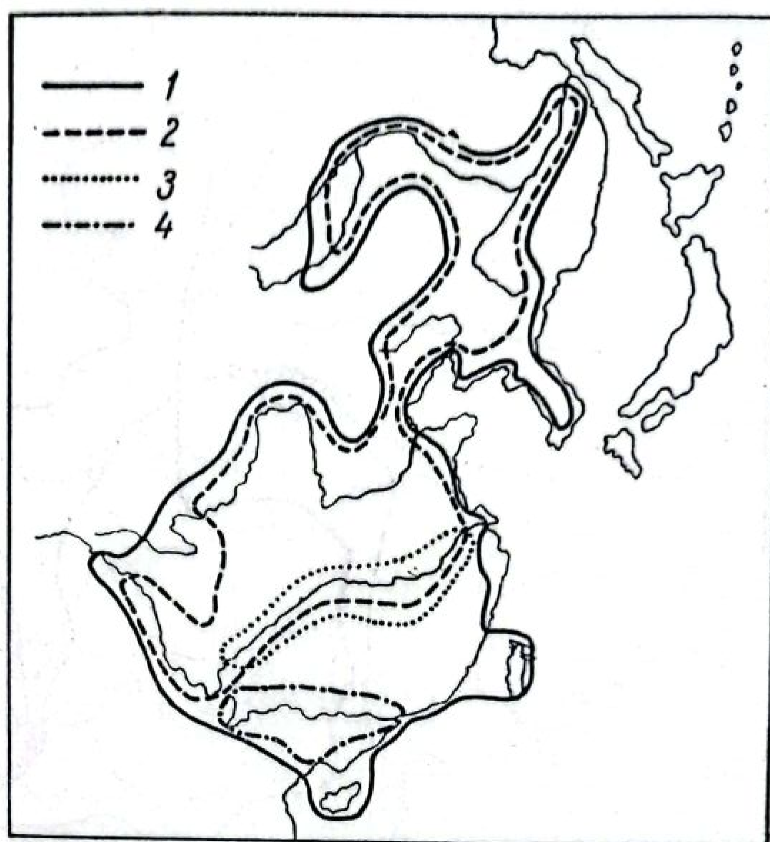


Fig. 21. — Exemplu de gen la care arealul unei specii înglobează pe cel al celorlalte specii: *Erythroculter*. 1, *E. illishaeformis* (= *erythopterus*); 2, *E. dabryi* şi *E. mongolicus*; 3, *E. hypselonotus* (înrudit şi vicariant cu *E. dabryi*); 4, *E. oxycephaloides* (orig.).

— Genul european *Abramis* cuprinde trei specii: plătica (*A. brama*), răspîndită în cea mai mare parte a Europei, şi cele două specii de cosac (*A. sapa*, *A. ballerus*), al căror areal cuprinde o bună parte, dar nu în întregime, din arealul primei specii (fig. 22).

Acelaşi tip de distribuţie a arealelor speciilor se observă la numeroase genuri de peşti dulcicoli sud-americani.

Existenţa unui mare număr de genuri sau taxoni superiori ale căror specii au aproape aceeaşi distribuţie ar sugera o speciaţie simpatrică dintr-un centru de răspîndire unic. Am arătat însă pe larg în capitolul precedent că suprapunerea arealelor este un fenomem secundar, care a urmat unei vicarianţe. Din proprie experienţă putem afirma că, în majoritatea cazurilor cunoscute nouă, speciile simpatrice înrudite (cei doi *Saurogobio*, cei trei *Abramis*) sînt mai bine diferenţiate între ele decît speciile total sau parţial vicariante (de exemplu cele trei specii ale subgenului *Rheogobio*, fig. 16) sau decît speciile al căror areal sugerează o izolare geografică urmată de o reîntîlnire recentă (*Gobio albipinnatus* şi *G. kessleri*, *Sabanejewia aurata* şi *S. romanica*). Am arătat mai sus că, dintre speciile genului *Microphysogobio*, cele care sînt mai îndeaproape înrudite au în genere arealele vicariante. Aceeaşi situaţie este cu genul *Erythroculter*, pe care l-am inclus în tipul al 4-lea de distribuţie a arealelor, deoarece arealul unei specii (*illishaeformis*) corespunde celui al genului; dar dintre cele cinci specii, cele două mai înrudite, *dabryi* şi *hypselonotus*, sînt vicariante.

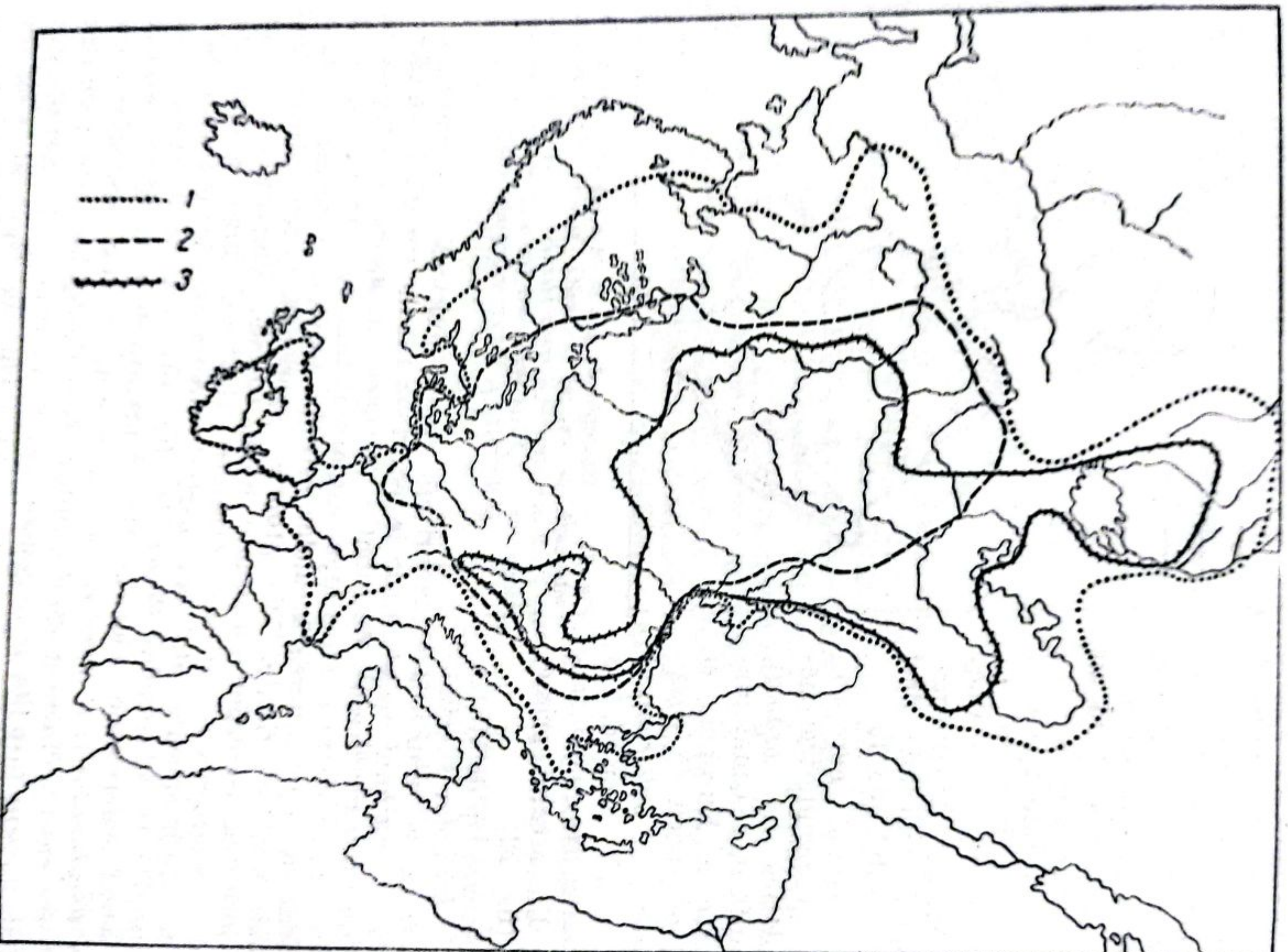


Fig. 22. – **Exemplu de gen la care arealul unei specii înglobează pe cele ale celorlalte specii:** ***Abramis.*** *1, A. brama*; *2, A. ballerus*; *3, A. sapa* (orig.).

În cazul genului *Abramis*, faptul că suprapunerea cvasitotală a arealelor celor trei specii este secundară s-a dovedit prin aceea că genul însuşi (şi poate chiar toate trei speciile) a apărut în Siberia şi ulterior a ocupat Europa, dispărînd în Siberia.

Evoluţia normală a distribuţiei arealelor speciilor unui gen porneşte de la primul tip (vicarianţă totală) şi tinde spre tipul al 4-lea (simpatricitatea totală sau aproape totală); în multe cazuri însă, mai ales cînd animalele au posibilităţi reduse de răspîndire, nu se ajunge la ultimul tip.

BARIERE

TIPURI DE BARIERE

În tendinţa lor de a se răspîndi în toate direcţiile, speciile întîlnesc în cale anumite piedici, care le opresc sau îngreuiază răspîndirea mai departe; acestea se numesc bariere. În genere, orice regiune în care o specie nu întîlneşte condiţii adecvate de trai şi de reproducere funcţionează ca o barieră. Eficacitatea barierelor depinde atît de lăţimea lor, cît şi de posibilitatea animalelor de a le depăşi, această posibilitate fiind în funcţie de mijloacele lor de răspîndire. Există deci bariere relative şi absolute. Existenţa unor bariere puternice, dar totuşi relative, este un factor hotărîtor de subspeciaţie şi speciaţie: bariera este depăşită la intervale foarte rare de un număr de exemplare ce formează o colonie, care, ferită graţie aceleiaşi bariere de noi aporturi de indivizi şi schimb de gene cu populaţia originară, dă o subspecie, apoi o specie nouă.

După natura lor, barierele pot fi de două feluri:

1) bariere brutale: o întrerupere bruscă sau o schimbare totală a biotopului, respectiv un obstacol mecanic puternic în deplasarea animalelor (braţe marine, fluvii adînci şi late, lanţuri de munţi, deşerturi etc.);

2) bariere discrete: condiţii climatice care îngreuiază sau chiar fac imposibilă viaţa speciei. Barierele discrete pot fi detectate numai prin anumite cercetări ecologice, care au evidenţiat, de pildă, coincidenţa dintre limita arealelor unor specii şi anumiţi gradienţi climatici (izoterme anuale sau lunare, izohigre etc.).

Atît barierele brutale, cît şi cele discrete pot fi absolute sau relative, în funcţie de posibilitatea animalelor de a le depăşi şi de a găsi, dincolo de bariere, un biotop adecvat. Deosebirea constă în mare măsură în faptul că barierelor brutale le corespunde o limită mai precisă a arealului, pe cînd cele discrete se manifestă adesea printr-o scădere treptată a frecvenţei speciei pînă la dispariţia totală.

Dar cea mai importantă deosebire dintre aceste două tipuri de bariere este de natură istorică. Barierele brutale au fost, din momentul apariţiei lor, fixe şi, pe măsura eficacităţii, au împiedicat deplasările atît ale anu-

mitor specii, cît şi ale faunelor întregi. Alpii şi Pirineii au fost, de exemplu, o piedică atît în retragerea spre sud a faunei terţiare în glacial, cît şi în repopularea postglacială a Europei centrale cu specii din Italia şi Peninsula Iberică. Din contră, barierele discrete s-au deplasat periodic spre nord şi sud, o dată cu deplasarea zonelor climatice, permiţînd şi deplasarea faunelor. Ele se deplasează şi sub ochii noştri: încălzirea climatică ce are loc în Europa centrală şi nordică permite extinderea spre nord a arealelor unor specii de animale atît terestre, cît şi marine (exemple se vor da în subcapitolul referitor la modificările arealelor).

BARIERE ÎN RĂSPÎNDIREA FAUNEI DULCICOLE

Bariere în răspîndirea animalelor de apă dulce[16] sînt atît uscaturile, cît şi mările, respectiv braţele marine. Uscaturile sînt reprezentate mai ales prin zonele care despart bazine fluviatile, respectiv prin cumpene ale apelor („watersheds"), care coincid în parte, dar niciodată complet, cu lanţurile muntoase.

Tratînd problema barierelor în răspîndirea peştilor, grupul cel mai bine cunoscut şi mai semnificativ din punct de vedere zoogeografic dintre animalele de apă dulce, Ph. Darlington (1957) conchide că braţele marine au fost bariere mult mai eficace decît lanţurile muntoase; el constată, de exemplu, că Anzii, Munţii Stîncoşi, Himalaia etc. nu au oprit răspîndirea familiilor de peşti primari-dulcicoli, pe cînd oceanele şi chiar unele braţe marine înguste trasează limitele acestora.

Referindu-se la situaţia actuală, autorul arată că atît marea, cît şi uscatul sînt piedici în răspîndirea animalelor de apă dulce, cu excepţia celor dotate cu mijloace de răspîndire pasivă (îndeosebi entomostracee şi rotifere); se pune însă problema eficacităţii comparative în timp a barierelor terestre şi a celor marine. Eficacitatea depinde de vechimea barierelor. Oceanul Atlantic a fost barieră mai puţin eficace decît îngustul braţ marin dintre insulele Bali şi Lombok, respectiv Kalimantan (Borneo) şi Sulawesi (Celebes) din Indonezia (linia lui Wallace), deoarece caracidele dintre peşti şi mutelidele dintre lamelibranhiate s-au răspîndit din America de Sud în Africa, pe cînd familiile primar-dulcicole de peşti nu au depăşit linia lui Wallace, aşa cum nu au depăşit-o nici crabii de apă dulce din subfamilia *Potamoninae* (în schimb a depăşit-o altă subfamilie de crabi dulcicoli, *Gecarcinucinae*, care probabil suportă ocazional apa marină) (H. Balss, 1957).

Braţele marine însă care separă insulele Sumatra şi Borneo între ele şi de continent, braţe recente din punct de vedere geologic, nu împiedică identitatea aproape perfectă, specifică şi chiar subspecifică, a ihtiofaunei rîurilor din estul Sumatrei (Musi), vestul insulei Kaliman-

[16] Ne referim la cele strict dulcicole, stenohaline. Problema delimitării diferitelor categorii de animale dulcicole, în funcţie de rezistenţa lor şi a strămoşilor lor la salinitate, va fi tratată în capitolul al VIII-lea, consacrat problemelor speciale ale zoogeografiei dulcicole.

tan (Kapuas etc.), estul peninsulei Malacca și în parte chiar al Thailandei (fluviile Mekong și Menam); din acest punct de vedere, lanțul muntos din centrul insulei Kalimantan, care separă jumătatea vestică a insulei (bazinul rîului Kapuas etc.) de cea estică (rîurile Mahakam, Tawau etc.), a fost o barieră mult mai eficace.

În general, barierele marine din momentul apariției lor au fost bariere absolute, pe cînd cumpenele apelor sînt în permanentă deplasare, ca urmare a captărilor fluviatile, permițînd schimburi parțiale reciproce de faună (o filtrare a faunei, după expresia lui Darlington, nu însă o uniformizare faunistică totală.) Lanțurile muntoase, care coincid cu cumpene ale apelor, au jucat un rol activ în speciația animalelor dulcicole, întrerupînd arealele și permițînd speciația geografică, respectiv izolînd coloniile unei specii pătrunse într-un nou bazin fluviatil; totodată, izolînd unele faune arhaice, ca cea din vestul Americii de Nord și vestul Peninsulei Balcanice, ele au permis supraviețuirea acestora, ferindu-le de concurența speciilor moderne din fauna de pe versantul opus.

Cumpenele apelor reprezintă granițe mai mult pentru genuri și specii decît pentru familii, iar în zoogeografia dulcicolă regională ele servesc în genere la trasarea limitelor unităților de rang inferior (subregiuni, provincii etc.).

Eficacitatea lanțurilor muntoase ca bariere pentru pești și alte animale dulcicole depinde de măsura în care ele coincid cu cumpene ale apelor. Așa, de exemplu, Carpații nu sînt o limită zoogeografică decît în nord-vest, unde separă bazinul Dunării de cel al Odrei; în rest, ei nu marchează limite arealistice decît pentru două specii de ciclostomi: *Eudontomyzon vladykovi*, răspîndită din Austria și Slovacia pînă în Banat și sudul Transilvaniei, și *E. mariae*, al cărei areal se întinde din bazinul rîului Kuban pînă în Oltenia (date inedite).

Balcanii au constituit o barieră mai eficace, marcînd limita sudică a arealelor a 11 specii de pești și ciclostomi reofili prezenți în afluenții Dunării din Bulgaria și limita nordică a trei specii din bazinele Mariței, Mestei și Strumei[17]; mai puțin eficace a fost cumpăna apelor dintre bazinul Dunării și cel al Vardarului, deoarece 6 specii reofile de pești din bazinul Dunării care lipsesc în cel al Mariței au pătruns, desigur prin captări fluviatile, în cel al Vardarului (P. Bănărescu, 1960).

Ihtiofauna Peninsulei Iberice și Italiei constă, cu foarte mici excepții, din specii comune cu Europa centrală și mai ales din specii endemice aparținînd unor genuri central-europene; Pirineii și Alpii au funcționat deci ca bariere relative. Deși mai înalți, Alpii au fost o barieră mai puțin eficace și probabil mai recentă (P. Bănărescu, 1960). Cea mai importantă barieră continentală pentru peștii și nevertebratele de apă dulce ale Europei a fost reprezentată însă de Munții Dinarici (L. S. Berg, 1932; J. Komarek, 1953; P. Bănărescu, 1960). Ihtiofauna

[17] Multe dintre speciile de pești comune Dunării și acestor trei fluvii nu s-au răspîndit prin captări fluviatile peste Balcani, ci prin cursul inferior al Dunării și fostul lac dulce pontic (C. Kosswig și F. Battalgil, 1942).

vest-balcanică este caracterizată, pe lîngă lipsa multor elemente central-europene și est-balcanice, prin prezența cîtorva genuri endemice (ai căror strămoși au venit într-un trecut îndepărtat din est), prin specii endemice aparținînd unor genuri central-europene și prin prezența unui număr redus de specii răspîndite și în restul Europei, ceea ce constituie o dovadă că Dinaricii reprezintă o barieră puternică, dar totuși imperfectă. Fauna de nevertebrate dulcicole a provinciei vest-balcanice diferă mult de cea central-europeană și est-balcanică nu numai ca specii, ci și ca genuri și ar avea o origine vest-asiatică (J. Komarek, 1953); Munții Dinarici, pe de o parte, au împiedicat răspîndirea acestei faune spre est și nord și, pe de alta, au ferit-o de concurența faunei est-balcanice.

Dintre cele două lanțuri muntoase ce străbat America de Nord, Aleghanii au fost o barieră neînsemnată, fauna de pești și nevertebrate dulcicole din rîurile situate la est de acești munți constînd din specii identice și îndeosebi îndeaproape înrudite cu cele din bazinul fluviului Mississippi. Din contră, Munții Stîncoși reprezintă o foarte puternică barieră pentru fauna dulcicolă; la vest de aceștia trăiește o faună săracă, în parte arhaică, constînd din aceleași familii, dar alte genuri decît în Mississippi. Astfel, genul de raci vest-american *Pacifastacus*, îndeaproape înrudit cu genul european *Astacus* (H. Balss, 1957; R. Bott, 1950), reprezintă descendentul racilor ce populau în trecut toată America de Nord, fiind ulterior înlocuit în estul continentului de genul modern *Cambarus*. În ihtiofauna vest-nord-americană lipsesc sau sînt slab reprezentate o serie de familii prezente în est, iar genurile, în cea mai mare parte endemice, provin din colonizări repetate dinspre est. Există și un număr redus de specii răspîndite atît la vest, cît și la est de Munții Stîncoși, ceea ce dovedește că bariera reprezentată de acești munți, oricît de importantă, nu a fost totuși absolută.

Anzii, prelungirea Munților Stîncoși, au fost o barieră cel puțin tot atît de importantă ca aceștia din urmă; la est de Anzi trăiește cea mai bogată ihtiofaună din lume (în bazinul fluviilor Amazon, Orinoco, Magdalena etc.), iar la vest una extrem de săracă, dar ai cărei strămoși provin din est; principala cale de acces a fost la capătul nordic al lanțului Anzilor, în Columbia (C. H. Eigenmann, 1920). Porțiunea centrală a Anzilor a fost și a rămas o barieră absolută, cel puțin pentru pești (micile rîuri de pe versantul pacific al Perului sînt total lipsite de pești primar-dulcicoli; în schimb, în Chile a fost posibilă în trecut pătrunderea cîtorva specii de pești din bazinul Atlanticului în cel al Pacificului).

Problema Himalaiei ca barieră în răspîndirea peștilor dulcicoli a fost tratată de S. L. Hora (1937); el constată că ihtiofauna de la nord și cea de la sud de Himalaia sînt diferite, dar totuși înrudite; înrudirea se explică prin faptul că ambele provin din sudul R. P. Chineze și s-au răspîndit paralel, dinspre est spre vest; un schimb faunistic direct nu a avut loc, căci Gangele nu traversează lanțul Himalaia (este regretabil că nu se cunoaște decît prea puțin ihtiofauna din cursul Brahmaputrei de la nord de Himalaia).

Un lanț muntos care a funcționat nu ca barieră, ci, din contră, ca o cale de răspîndire a animalelor dulcicole torenticole a fost lanțul Satpura din India, dispus de la est spre vest, paralel cu fluviile Narbada și Tapti; în lungul acestor munți au avut loc o serie de captări fluviatile, care au permis răspîndirea unor pești și a altor animale reofile și torenticole, ce lipsesc în cîmpia Gangelui, din zona de coline a Asamului pînă în munții Gații Vestici și de aici în sudul Indiei și în Ceylon (S. L. Hora, 1949).

Considerăm însă că cea mai importantă barieră continentală în răspîndirea peștilor de apă dulce a fost lanțul muntos Iablonoi-Stanovoi, care separă bazinul Amurului, respectiv Asia estică, de Lena și de celelalte fluvii siberiene, respectiv de regiunea holarctică (P. Bănărescu, 1960). Acest lanț reprezintă limita familiei holarctice a percidelor și a 3 familii sud- și est-asiatice de pești, precum și a unui foarte mare număr de genuri, unele est-asiatice, altele holarctice, respectiv siberiene sau euro-siberiene (la acestea trebuie adăugate 8 genuri europene de pești, care pînă în pliocen trăiau și în Siberia). Există mari deosebiri și între fauna de lamelibranhiate dulcicole a Siberiei și cea a Asiei estice (F. Haas, 1955), precum și între faunele de prosobranhiate (V.I. Jadin, 1952).

Oricît de importantă a fost în trecut și este și în prezent această barieră, nici ea nu a fost absolută; o bună parte dintre genurile siberiene de pești, pentru care lanțul Iablonoi-Stanovoi reprezintă limita estică a arealului, fac parte din familia *Cyprinidae* de origine sud-est-asiatică, deci strămoșii au străbătut cîndva bariera spre a ajunge în Siberia. De asemenea, există 7 genuri și chiar 7 specii de pești care se întîlnesc atît în Amur, cît și în Lena, pe lîngă alte cîteva genuri și specii cu areal discontinuu (pe de o parte Amurul sau restul Asiei estice, pe de alta Europa), care la fel au depășit cîndva bariera respectivă (L. S. Berg, 1912, 1948 — 1949). Cît despre lamelibranhiate, unele genuri, actualmente exclusiv est-asiatice, se cunosc în stare fosilă și din Europa (F. Haas, 1955).

Concluzia generală este aceea că barierele muntoase, respectiv cumpenele apelor, sînt în perspectiva istorică bariere temporare și relative în răspîndirea animalelor primar-dulcicole; termenul de „filtru", folosit de Darlington, este deci justificat.

Peninsulele înguste, respectiv istmurile, funcționează și ele ca un filtru, în primul rînd prin aceea că rîurile nu sînt niciodată dispuse în lungul, ci de-a curmezișul limbilor înguste de uscat, ceea ce îngreuiază răspîndirea peștilor și a celorlalte animale legate de bazinele fluviatile. În această privință este semnificativă scăderea puternică a numărului speciilor de pești dulcicoli în sudul Italiei, Greciei și Americii de Sud; în schimb, fenomenul nu se observă în Peninsula Iberică, ce are o lățime apreciabilă pînă în sud. O accentuată sărăcire a faunei primar-dulcicole se observă și în insulele continentale, care au fost legate de continent prin istmuri înguste, ca, de exemplu, Sardinia și Corsica; în schimb,

este remarcabilă bogăţia faunei de insecte dulcicole, mai ales orofile, din unele din aceste insule, cum ar fi Corsica (E. Angelier), explicabilă prin preferinţele acestor insecte pentru pîraie mici şi posibilităţile lor de a depăşi cumpene de apă înguste.

Semnificativă este în această privinţă răspîndirea ihtiofaunei primar-dulcicole în insulele continentale din vecinătatea Asiei de est şi sud. Insulele Taiwan şi Hainan, a căror axă principală este paralelă cu continentul, au o ihtiofaună foarte asemănătoare (indentitatea merge uneori pînă la subspecie) cu porţiunile vecine ale continentului, respectiv provincia Futzian (Taiwanul) şi R. D. Vietnam (Hainanul). În schimb, ihtiofauna insulelor japoneze diferă destul de puternic de cea a continentului; există un oarecare număr de specii comune şi unele îndeaproape înrudite cu cele continentale, dar alte specii diferă destul de mult de cele de pe continent (există chiar un gen endemic : *Biwia*) şi îndeosebi se remarcă lipsa în Japonia a numeroase specii de pe continent, mai ales a celor de talie mare şi a celor adaptate la viaţa în rîuri mari şi repezi. Explicaţia constă în faptul că Japonia nu a fost legată de continent paralel cu ţărmul acestuia, ca Taiwanul şi Hainanul, ci forma o peninsulă îngustă, ceea ce a îngreuiat răspîndirea animalelor dulcicole (fig. 23).

Peninsula Malacca are o faună mai săracă decît Birmania şi Thailanda, totuşi destul de bogată în raport cu îngustimea ei ; de asemenea, insulele Sumatra, Kalimantan şi chiar Java au o faună dulcicolă bogată (din care totuşi lipsesc unele genuri indo-chineze). Faptul se explică prin lăţimea mare a peninsulei Malacca în pleistocen şi prin legătura care avea loc pe un front larg între cele trei insule şi continent (fig. 3).

Din cauza dificultăţilor cu care animalele primar-dulcicole se răspîndesc prin istmurile continentale înguste, punţile intercontinentale au jucat un rol minor în răspîndirea lor. Cel mai bun exemplu este al Americii Centrale, singura punte intercontinentală existentă în zilele noastre. Pe cînd mamiferele originare din America de Nord au folosit din plin această punte, ajungînd pînă în Ţara de Foc şi insulele Falkland, un singur peşte primar-dulcicol de origine nord-americană ajunge în America Centrală şi aceasta numai pînă în Guatemala. Nici una din familiile de peşti, lamelibranhiate şi raci primar-dulcicoli din America de Nord nu ajunge în America de Sud. Răspîndirea peştilor dulcicoli sud-americani prin aceeaşi punte spre nord a fost mai activă (o familie ajunge pînă în Rio Grande del Norte, unde este reprezentată prin două specii ; celelalte familii se opresc în sudul Mexicului), dar incomparabil mai slabă decît răspîndirea mamiferelor şi a celorlalte animale terestre (G. S. Myers, 1966 R. R. Miller, 1966).

Comparaţia cu cazul concret al Americii Centrale ne permite interpretarea răspîndirii în trecut a animalelor primar-dulcicole. Afinităţile puternice dintre ihtiofaunele Americii de Sud şi Africii nu se pot explica decît admiţînd o legătură (probabil cretacică) între cele două continente (G. S. Myers, 1966). Însă o legătură sub forma unei punţi înguste nu a putut permite un schimb faunistic activ; de aceea trebuie să admitem

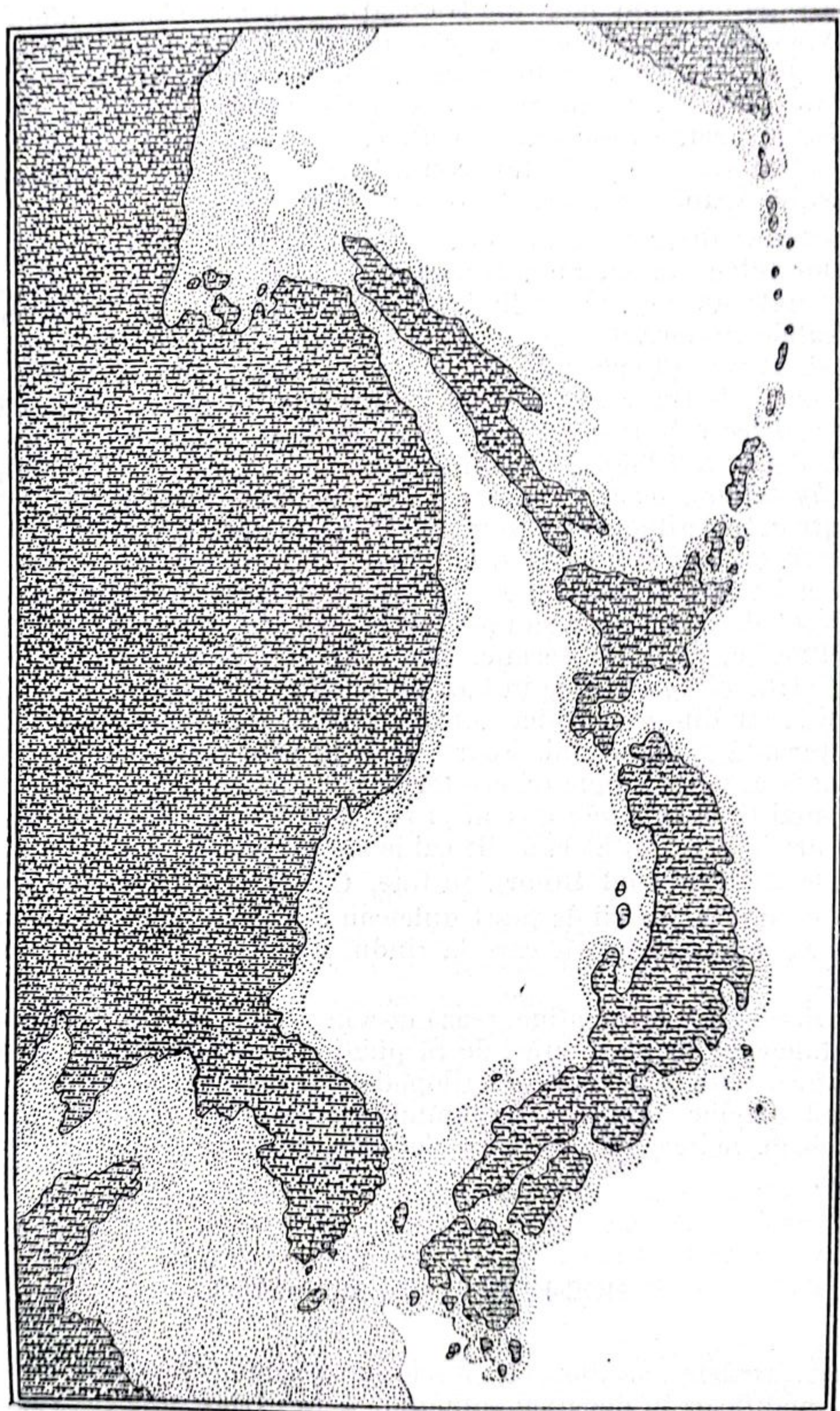


Fig. 23. — Legătura trecută a Japoniei cu continentul (după G. de L a t t i n 1967).

o legătură pe un front larg, iar translația continentelor ne oferă cea mai bună explicație. De asemenea, pătrunderea ciprinidelor, catostomidelor și strămoșilor ictaluridelor din Asia în America de Nord s-a făcut, desigur pe un front larg, corespunzînd aproximativ lățimii maxime a Alaskăi, iar pătrunderea recentă (miocenă sau pliocenă) a ciprinidelor și a celorlalte familii sud-asiatice de pești dulcicoli în Africa s-a făcut pe întreaga lățime a Peninsulei Arabice, înainte de apariția Mării Roșii.

Barierele discrete, ecologice, intervin și ele în limitarea răspîndirii animalelor dulcicole; fenomenul poate fi pus cel mai bine în evidență atunci cînd barierele nu coincid cu limitele bazinelor fluviatile. De exemplu, pe cînd arealele majorității speciilor de moluște dulcicole din partea europeană a U.R.S.S. (3 specii de *Theodoxus*, *Lithoglyphus naticoides* etc.) depind de bazinele fluviatile, nefiind influențate de factori climatici, specia *Valvata sibirica* este răspîndită exclusiv la nord de izoterma lunii iulie de 20° (V. I. Jadin, 1935). Un exemplu asemănător este cel al lipanului (*Thymallus thymallus*), despre care am amintit deja (capitolul al III-lea) că nu trăiește în toți afluenții de munte ai Dunării, lipsind în cei din Bulgaria și fiind rar în cei din Muntenia și Oltenia; limita sudică a arealului traversează deci bazinul Dunării (fig. 12). Apare evident că această limită este marcată tot de o izotermă sau alt factor ecologic, încă neprecizat. Tot un factor climatic, probabil termic, intervine desigur în limitarea arealului speciei *Cobitis elongata*, care în bazinul Dunării trăiește în mai mulți afluenți sudici, iar din cei nordici numai în Nera, rîu situat în porțiunea cea mai călduroasă a Banatului. Foarte evident este rolul factorilor climatici în limitarea arealului unor relicte terțiare din apele termale; în țara noastră, cel mai tipic exemplu este al prosobranhiatului *Melanopsis parreysi*, al cărui areal este limitat la apele calde ale pîrîului și lacului termal Pețea de la Băile „1 Mai" (jud. Bihor). În fine, Cl. Hubbs (1957) constată că răspîndirea multor specii de pești dulcicoli din Texas coincide cu cea a zonelor de vegetație terestră, care la rîndul lor sînt determinate de factori ecologici.

Barierele climatice influențează însă în primul rînd arealele animalelor primar-dulcicole cu posibilități de răspîndire pasivă, nelegate de bazinele hidrografice, cum sînt mai ales filopodele și anostracele, ale căror areale corespund zonelor climatice asemănîndu-se mai mult cu cele ale animalelor terestre decît cu cele ale peștilor, celorlalte crustacee și moluștelor primar-dulcicole.

MODIFICĂRI ALE AREALELOR

Atît arealele speciilor, cît și cele ale taxonilor superiori au suferit o serie de modificări în decursul timpului: s-au extins, s-au restrîns ori s-au deplasat. Unele dintre aceste modificări au avut loc într-o perioadă istorică foarte recentă, iar desfășurarea a putut fi urmărită adesea de natu-

raliști foarte competenți. În privința aceasta există o documentație bogată.

O serie de observații se referă la specii introduse de om, voluntar sau involuntar, în regiuni depărtate de patria lor inițială; încetățenite în noua lor patrie, majoritatea acestor specii nu au rămas cantonate în localitățile în care au fost inițial colonizate, ci s-au extins pe suprafețe mult mai mari, adesea cu viteze surprinzătoare. Astfel, cunoscutul dăunător al pădurilor *Lymantria dispar*, a fost introdus involuntar, puțin înaintea anului 1900, în nord-estul Statelor Unite; expansiunea sa a fost urmărită în decurs de 25 de ani (Brown și Sheals, 1944, citați după G. de Lattin, 1967), constatîndu-se că arealul aproape s-a dublat la fiecare 5 ani. Aproximativ în același ritm a crescut, în perioada 1907—1927, arealul bizamului (*Ondatra zibethica*) în Cehoslovacia (F. Kohl, 1913, citat de A. Thienemann, 1950, G. de Lattin, 1967). Aceeași specie a pătruns și în România, apărînd în 1942 în șesul Banatului, unde în anii următori s-a înmulțit puternic, ajungînd și în Crișana. În 1952 a apărut în Deltă, venind probabil din U.R.S.S. (G. Marcheș, 1956).

Rapidă a fost expansiunea în Europa a doi pești de apă dulce nord-americani: bibanul-soare (*Lepomis gibbosus*) și somnul american (*Ictalurus melas*). Prima specie a fost introdusă în Franța în 1887 și din primul an s-a reprodus în cîteva heleșteie de lîngă Versailles; în 1891 a fost introdus în R.D.G., la Berneuchen, iar de aici s-a răspîndit pe cale naturală, fiind observată în 1903 în cursul superior al Rinului și în afluentul acestuia, Main. În bazinul Dunării și al Odrei, specia a pătruns prin canale, iar în primul bazin s-a răspîndit extrem de rapid; după 1910 era semnalată în Banat, în 1918 în balta Greaca, pentru ca 10 ani mai tîrziu să fie frecventă în Deltă, iar în 1940 să fie găsită în lacul litoral Tăbăcărie, la nord de Constanța, unde a putut să ajungă eventual prin mare, care în perioadele de viituri ale Dunării se îndulcește puternic.

Somnul american, introdus în Europa centrală în 1885, a pătruns în apele naturale și s-a răspîndit pe aceeași cale ca specia precedentă, folosind atît fluvii, cît și canale, dar într-un ritm mai încet; în Banat a ajuns abia pe la 1930 și n-a putut încă străbate mai jos de Porțile de Fier.

Se cunosc numeroase cazuri similare de expansiune rapidă a unor specii de insecte, păsări, mamifere și animale dulcicole introduse în diferite continente și insule (Elton, 1958; N.W. Timofeef-Ressowski, 1939; A. Thienemann, 1950; G. de Lattin, 1967). În schimb, coleopterul *Merzodus soledadinus*, originar din Țara de Foc, introdus întîmplător în jurul anului 1800 în insula Kerguelen de către vînătorii de foci, nu se întîlnea în 1939 decît tot în vecinătatea vechilor barăci ale acestor vînători; în mai mult de 100 de ani, specia nu și-a extins arealul nici cu 100 m (R. Furon, 1958).

Extensiuni foarte rapide ale arealului au avut loc și fără intervenția directă a omului. Unele din aceste expansiuni nu sînt aparent legate de vreo schimbare a climatului. Astfel, inărița verde sau canarul sălbatic (*Serinus serinus*), inițial pasăre circummediteraneană, și-a extins are-

alul, începînd din 1800, atît dinspre sudul Franţei, cît şi dinspre nord-vestul Iugoslaviei, în Europa centrală şi vestică, apoi în cea nordică, ajungînd în 1925 pînă în R.S.S. Lituaniană; în schimb, ea nu a avansat de loc din arealul său vest- şi sud-balcanic, astfel încît în România specia, deşi meridională ca origine, a pătruns dinspre nord (N. W. Timofeef-Ressowski, 1939). Din direcţie inversă, şi anume dinspre sud-est spre nord-vest, a avansat altă pasăre, guguştiucul (*Streptopelia decaocto*), care în circa 30 de ani a ajuns de la Dunăre pînă în Danemarca (fig. 24) (A. şi E. Nowak, 1962, citaţi după G. de Lattin, 1967). Ambele specii citate, ca şi multe altele care şi-au extins arealul în acelaşi sens, sînt specii mai mult termofile, iar extinderea arealului lor spre nord ar putea fi pusă în legătură cu o încălzire slabă a climatului Europei în ultimii ani. G. de Lattin (1967) dă o listă de 33 de specii de lepidoptere europene care şi-au extins arealul în ultimul secol; la 7 specii, expansiunea a fost determinată de introducerea în noi teritorii a plantei nutritive de către om; dintre celelalte specii, 18 s-au extins spre nord (respectiv nord-est sau nord-vest), iar 6 spre vest. Unul din exemplele date îl constituie specia *Eupithecia sinuosaria* (element siberian), care în circa 60 de ani şi-a extins arealul de pe linia Niemenului pînă în Norvegia, pe Rin şi pînă la cursul superior al Dunării.

Drept exemple de extinderi ale arealului, legate de schimbarea condiţiilor ecologice, G. de Lattin citează cazul unor insecte monofage sau oligofage care s-au răspîndit graţie introducerii plantei-gazdă în alte regiuni. L. S. Berg (1935) semnalează extinderea treptată spre nord a arealului unor peşti din Atlantic (între care heringul, morua şi scrumbia albastră), punînd-o în legătură cu încălzirea generală şi gradată a apelor oceanului.

Dintre animalele dulcicole nu se pot da exemple de specii care să-şi fi extins, sub ochii noştri, arealul în sens larg fără intervenţia omului, căci la aceste animale extinderea arealului ar însemna pătrunderea într-un nou bazin fluviatil, ceea ce nu este posibil decît prin stabilirea unei legături acvatice, respectiv săparea unui canal. Se cunosc însă numeroase cazuri de specii dulcicole care şi-au extins habitatul în cadrul bazinului fluviatil respectiv. În întreaga Europă are loc în zilele noastre urcarea speciilor de peşti din apele de şes spre partea de amonte a rîurilor. Cel mai bine cunoscut caz este acela al scobarului (*Chondrostoma nasus*, în Franţa şi *Ch. toxostoma*), care nu numai că s-a înmulţit în masă, dar s-a şi extins, ca specie sedentară, în zona superioară a rîurilor, unde anterior nu trăia sau pătrundea numai în epoca de reproducere. Mulţi alţi peşti din apele noastre au urcat în ultimii ani spre munte, de exemplu bibanul (*Perca fluviatilis*), batca (*Blicca bjoerkna*) etc. şi îndeosebi morunaşul (*Vimba vimba*), care în jurul anului 1910 se întîlnea numai la Dunăre, pentru ca azi să fie o specie freeventă spre cursul superior, aproape la limita apelor de munte, în unii afluenţi indirecţi ai Dunării (Suceava, Moldova, Mureşul, Oltul şi Crişurile).

Considerăm că toate cazurile de extindere a arealului se datoresc următoarelor două cauze principale :

1. Modificarea condiţiilor ecologice. După părerea noastră, multe extinderi ale arealelor, care în genere sînt considerate ca nelegate de modificările condiţiilor ecologice, au în realitate un determinism ecologic. Remarcăm că majoritatea speciilor europene citate de G. de L a t t i n , care

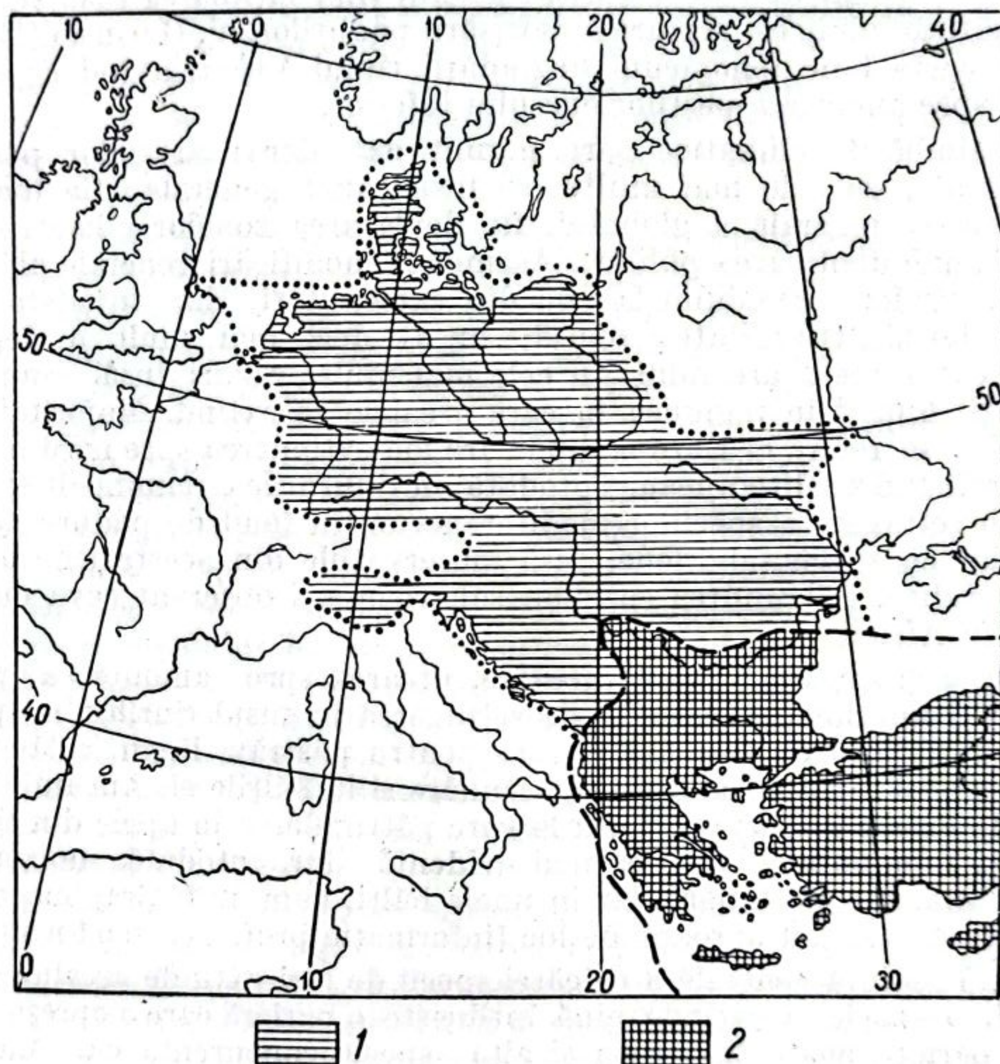


Fig. 24. — Expansiunea recentă a guguştiucului (*Streptopelia decaocto*) în intervalul 1925 — 1957. *1*, Arealul guguştiucului în 1925; *2*, teritoriu ocupat între 1925 şi 1957 (după G. de L a t t i n, 1967).

şi-au extins recent arealul, şi l-au extins spre nord; cauza este încălzirea climatului, pe care am menţionat-o în legătură cu expansiunea spre nord a unor peşti marini şi care a afectat evident şi domeniul continental. În multe alte cazuri, modificările condiţiilor ecologice, inclusiv ale climatului, se datoresc influenţelor profunde ale activităţii omeneşti—defrişarea pădurilor şi deci aridizarea climatului, extinderea unor culturi etc. Unul din cazurile cele mai tipice de extensiune rapidă a arealului este cel

al guguştiucului; or, se ştie că această pasăre este tipic antropofilă, se acomodează foarte bine în parcuri şi grădini şi deci extinderea domeniului de influenţă umană în dauna pădurilor şi a celorlalte biotopuri naturale i-a favorizat expansiunea. La fel, expansiunea unor peşti şi a altor organisme dulcicole spre amontele rîurilor a fost determinată de modificarea antropogenă a condiţiilor de viaţă, în primul rînd încălzirea apei şi dezvoltarea perifitonului, ca urmare a defrişării pădurilor. V. Homei (1963) sesizează foarte bine fenomenul degradării rîului Vişău, avînd ca urmare urcarea spre amonte a peştilor cursului inferior.

Schimbările climatice care permit extinderea arealelor pot avea cauze locale, de cele mai multe ori însă cauze generale: fie încălzirea (sau răcirea) generală a globului, fie deplasarea zonelor climatice (care ar presupune deplasarea polilor). Asemenea modificări generale ale climei duc la extinderea arealului la una din extremităţi, dar totodată la retragerea lui la extremitatea opusă; ar fi deci mai mult o deplasare decît o extindere a arealului. În cele mai multe cazuri însă, s-au făcut observaţii numai în regiunea în care arealele se extind. Majoritatea observaţiilor se referă la Europa, unde are loc extinderea spre nord a speciilor din refugiul mediteranean. Totodată, în ţinuturile circummediteraneene au loc o retragere a speciilor mediteraneene (în fond de pădure) şi înlocuirea lor cu specii sahariene; însă observaţiile din aceste ţinuturi sînt mai sporadice. Pătrundrea speciilor sahariene s-a observat ceva mai bine în nordul Africii.

De asemenea, în rîurile noastre, urcarea spre amonte a peştilor din cursul inferior este însoţită de retragerea în susul rîurilor a speciilor de munte (există observaţii concrete pentru păstrăv, lipan, zglăvoc etc.) şi de regresul unor specii de şes în Dunăre şi în bălţile ei. Am amintit morunaşul (*Vimba vimba*) ca specia la care pătrunderea în apele din zone de coline şi submontană este cea mai evidentă; dar, totodată, morunaşul a devenit mai rar la Dunăre, iar în unele bălţi, cum ar fi Crapina, nu mai pătrunde de loc sau aproape de loc (informaţie prof. N. Botnariuc).

2. Tendinţa generală a oricărei specii de a-şi extinde arealul. În mod normal, o specie se extinde pînă întîlneşte o barieră care o opreşte pe loc (drept barieră poate funcţiona şi altă specie concurentă care împiedică ocuparea nişei ecologice). În general, speciile şi-au atins limitele pînă la care condiţiile de existenţă le dau posibilitatea să trăiască, iar extinderea mai departe, în lipsa unor modificări climatice care să le permită expansiunea, este posibilă numai prin adaptarea la noi condiţii de viaţă, ceea ce implică selecţionarea, în populaţiile marginale, de indivizi capabili să trăiască în alte condiţii climatice, deci are loc într-un ritm foarte încet. De aceea, pare paradoxal faptul că, de exemplu, în Europa are loc nu numai expansiunea spre nord şi est a elementelor mediteraneene, favorizate de încălzirea generală a climatului, ci şi extinderea arealului unor elemente siberiene spre vest şi sud-vest. În interpretarea fenomenului trebuie să ţinem seama de faptul că Europa centrală şi mai ales Siberia au o faună recentă, constînd din imigranţi postglaciali dinspre refugiile glaciale.

Principalele refugii sînt cel mediteranian (pentru elementele mediteraneene sau europene de păduri de foioase) şi cel usuric (pentru elementele siberiene, de taigă). Fenomenul de populare postglacială nu s-a terminat, ci continuă sub ochii noştri; extinderea spre nord şi nord-est a elementelor mediteraneene este mai puternică, fiind favorizată şi de încălzirea climatului; extinderea spre vest a elementelor siberiene de taigă este mai slabă, făcîndu-se oarecum contra curentului. Sînt impresionante totuşi numărul destul de mare de elemente siberiene care înaintează spre vest şi viteza mare cu care are loc expansiunea unora dintre ele (de exemplu lepidopterul *Eupithecia sinuosaria* amintit anterior).

Tot atît de numeroase sînt cazurile de regresie a arealelor unor specii, observate în timpuri istorice. De cele mai multe ori, regresia se datoreşte influenţei directe sau indirecte a omului. Astfel, în urma vînatului intensiv, numeroase specii de păsări şi mamifere şi-au redus foarte mult arealul, ca pînă la urmă unele dintre ele să dispară complet sau aproape complet: capra neagră, castorul european şi cel canadian, zimbrul, bizonul, bourul, cerbul wapiti, zibelina etc. în zona nordică temperată, apoi leul, hipopotamul, zebrele, speciile de rinoceri şi crocodili etc. în zonele tropicală şi ecuatorială. Însăşi prezenţa omului, chiar dacă acesta nu vînează, sileşte numeroase specii, mai ales de păsări şi mamifere, să se retragă (un caz tipic este cel al ursului). Şi mai numeroase sînt însă cazurile de restrîngere a arealului în urma modificării de către om a condiţiilor de existenţă prin defrişări de păduri, extinderea culturilor, modificarea vegetaţiei autohtone, introducerea voluntară sau involuntară a unor specii străine (care adesea sînt predatori sau concurenţi ai speciilor autohtone) etc. Aceste modificări antropogene ale condiţiilor ecologice au avut repercusiuni defavorabile în primul rînd asupra nevertebratelor şi vertebratelor de talie mică.

Alte regresii puternice ale arealelor unor specii se datoresc modificării climatului; de exemplu încălzirea treptată a Europei şi a mărilor adiacente, care favorizează, după cum am amintit, extinderea arealelor speciilor mediteraneene, sileşte totodată speciile de climă rece să se retragă spre nord sau spre vîrfurile munţilor, provocînd dispariţia locală a multora dintre ele.

Modificări puternice ale arealelor au avut loc în toate perioadele geologice. Întreaga paleontologie nu este decît o nesfîrşită istorie a extinderilor, retragerilor şi deplasărilor arealelor speciilor şi taxonilor superiori. Cuaternarul îndeosebi a fost marcat prin alternanţa de glaciale şi interglaciale, întovărăşite de deplasări ale unor faune întregi nu numai de la nord spre sud ori invers, ci şi de la est spre vest (cazul pătrunderii de elemente stepice pînă în centrul şi vestul Europei). Perioadele anterioare cuaternarului au fost şi ele martore ale expansiunii sau restrîngerii arealelor numeroşilor taxoni.

Atît amploarea, cît şi viteza cu care au loc deplasările arealelor variază foare mult de la grup la grup şi de la o categorie ecologică la alta. Unele grupe de mamifere (genul *Hipparion* şi alte ecvide, o serie de antilope, carnivore, proboscidieni etc.) şi-au extins arealul cu o viteză care poate fi considerată, la scară geologică, drept instantanee. Unele grupe de nevertebrate s-au deplasat, din contră, mult mai lent. Lista genurilor de lamelibranhiate dulcicole din grupul unionaceelor, cu răspîndirea lor în timp şi spaţiu, publicată de H. Modell (1964), arată că aceste animale şi-au modificat arealul, respectiv au trecut de pe un continent pe altul incomparabil mai încet. Faunele dulcicole se deplasează mai încet decît cele terestre şi marine; de exemplu fauna terestră a ţării noastre, atît cea de pădure, cît şi cea de stepă, este aproape în întregime postglacială, pe cînd peşti noştri de apă dulce (şi probabil şi multe nevertebrate primar-dulcicole) sînt în majoritate locuitori preglaciali ai bazinului Dunării (P. Bănărescu, 1957, 1960). Şi mai lent se deplasează faunele hipogee; cea din Carpaţi provine din specii pătrunse aici în miocen şi care de atunci au evoluat pe loc (R. Jeannel, 1942; V. Decu, informaţie verbală).

Amploarea şi viteza deplasării arealelor taxonilor mari variază mult şi de la continent la continent. Pe cînd familiile şi majoritatea genurilor de vertebrate terestre (şi în bună măsură şi de nevertebrate) care populează Europa şi nordul Asiei şi Americii au pătruns aici în neogen (majoritatea chiar spre sfîrşitul neogenului, dacă nu chiar în pleistocen), multe genuri de mamifere africane au o vechime miocenă sau provin chiar din forme ce populau continentul în paleogen, iar în Australia actuala faună de marsupiale provine din evoluţia pe loc a unor strămoşi sosiţi probabil în cretacic, dacă nu chiar în jurasic, iar între grupele de nevertebrate unele par a avea o vechime triasică.

DISCONTINUITĂŢI ALE AREALELOR

Discutîndu-se anterior problemele arealelor speciilor, s-a arătat în ce cazuri putem considera aceste areale drept discontinue. Dar discontinuitatea este un fenomen ce caracterizează nu numai arealele speciilor, ci şi pe cele ale taxonilor superiori; apriori, discontinuităţile arealelor sînt mai frecvente la taxonii superiori, deoarece în numeroase cazuri arealul genului sau familiei este discontinuu, pe cînd cel al fiecărei specii componente în parte este continuu.

Multe dintre arealele discontinue se datoresc colonizării întîmplătoare a unor staţiuni situate la mare distanţă de corpul principal al arealului speciei cu indivizi ajunşi acolo incidental, datorită posibilităţilor active şi mai ales pasive de deplasare. Păsările sau chiar lepidopterele ori alte animale de tundră ce se întîlnesc pe munţii înalţi nu sînt toate relicte glaciale; multe dintre ele au putut ajunge acolo prin zbor. La fel, majoritatea animalelor din insulele oceanice provin din exemplare ajunse pe aceste insule prin zbor sau prin mijloace pasive de transport (vînt, plute

purtate de valuri etc.) ; este semnificativ în această privinţă faptul că în insule cele mai larg răspîndite sînt dintre reptile gekkonidele, dotate cu posibilităţi de agăţare, şi dintre mamifere chiropterele zburătoare şi rozătoarele muride, capabile de transport pasiv.

Răspîndirea la distanţe mari şi în staţiuni izolate a unor astfel de animale s-a făcut deci prin posibilităţile lor de deplasare în actualele condiţii geografice şi climatice ; este vorba deci de o *discontinuitate aparentă* a răspîndirii.

În numeroase cazuri însă, discontinuitatea arealului nu poate fi explicată prin răspîndirea animalelor în spaţiul intermediar, fie datorită posibilităţilor lor reduse de deplasare, fie datorită absenţei lor în biotopurile corespunzătoare din spaţiul intermediar. Este vorba deci de *discontinuităţi reale*, care nu pot fi explicate decît admiţînd că în trecut arealul era continuu. Problema este deci a cauzelor care au provocat dispariţia speciei sau a taxonului în spaţiul intermediar. Aceste cauze diferă de la caz la caz, dar se pot grupa în două mari categorii, pe baza cărora şi discontinuităţile se împart în două grupe :

1. **Discontinuităţi apărute în urma unor modificări geografice sau climatice.** Scufundarea unui uscat sau crearea unui braţ marin au determinat o fragmentare a arealului unor specii sau taxoni supraspecifici tereştri ori dulcicoli, care trăiesc astăzi în continente sau insule separate (Eurasia şi America de Nord, Africa şi America de Sud, sudul continentului asiatic şi insulele Indoneziei vestice etc.), şi invers arealul unor specii marine a fost fragmentat prin apariţia unui uscat care a întrerupt legăturile dintre două mări (de exemplu Marea Neagră şi Caspica, litoralul Atlantic şi cel Pacific al Americii Centrale etc.). De asemenea, apariţia unor lanţuri muntoase a întrerupt arealele unor specii de cîmpie, prăbuşirea sau peneplenizarea unor munţi, arealele unor specii alpine etc.

Principalele modificări climatice care au dus la apariţia unor discontinuităţi de areale au fost răcirea pleistocenă a climatului şi alternanţa glacialelor şi interglacialelor ; specii şi genuri termofile cu răspîndire largă şi continuă în pliocen şi-au redus arealul, trăind azi în cîteva refugii glaciale situate în partea sudică a fostului areal continuu (discontinuitate europeo-est-asiatică, europeo-nord-americană etc.) ; din contră, speciile criofile au avut în perioadele glaciale o răspîndire continuă şi largă, retrăgîndu-se ulterior în tundră şi în zona alpină (discontinuitate boreo-alpină, boreo-carpatică etc.) ; din perioadele calde şi aride postglaciale au rămas colonii izolate de relicte termofile în localităţi din nordul şi vestul Europei (G. de Lattin, 1967, citează colonii relicte a 10 specii de lepidoptere termofile pe valea Rinului şi alte cîteva în Peninsula Scandinavă) ; relict stepic în Cîmpia Transilvaniei este, de exemplu, *Vipera ursinii*. În zonele tropicală şi subtropicală, alternanţei dintre glaciale şi interglaciale, i-au corespuns alternanţe între perioade umede (pluviale) şi aride (interpluviale), ceea ce de asemenea a determinat discontinuităţi atît în răspîndirea faunei arboreale, cît şi a celei eremiale.

2. Discontinuităţi apărute în urma dispariţiei locale a unor taxoni datorită concurenţei unor forme mai bine adaptate. Problemei selecţiei şi competiţiei i se consacră un capitol special în acest volum. Aici remarcăm numai că foarte multe răspîndiri discontinue se datoresc faptului că o serie de taxoni au fost înlocuiţi într-o parte a arealului lor de către alţi taxoni avantajaţi din punct de vedere selectiv şi au supravieţuit în regiuni periferice şi izolate, unde nu au fost concurate. Printre exemplele clasice semnalăm pe cel al familiei de saurieni *Iguanidae*, răspîndită în cele două Americi, insula Madagascar şi arhipelagurile Figi şi Tonga din vestul Polineziei (fig. 9). Această răspîndire, care a determinat în trecut pe unii zoologi să presupună existenţa unor punţi continentale de-a dreptul fantastice (între America de Sud şi Madagascar, ocolind Africa !), se explică cel mai bine prin răspîndirea în trecut a familiei în toate continentele şi prin dispariţia sa în urma concurenţei familiei *Agamidae* în Africa, Asia tropicală şi Australia (în regiunile în care iguanidele supravieţuiesc, agamidele n-au pătruns).

Un caz special în cadrul aceluiaşi tip de discontinuitate este cel al unor subspecii, recent apărute, situate în partea centrală a arealului unei specii ; prin însăşi apariţia lor, aceste subspecii fragmentează arealul subspeciei mai vechi şi larg răspîndite, pe care o înlocuiesc local. Asemenea subspecii apar nu prin modificarea tuturor exemplarelor din zona centrală a arealului speciei, ci prin apariţia în această zonă a unor mutante avantajoase, care elimină prin competiţie exemplarele aparţinînd tipului ancestral al speciei şi care se menţin la ambele periferii ale arealului iniţial. Este vorba deci tot de o concurenţă, dar intraspecifică şi chiar intrapopulaţională.

La apariţia unor discontinuităţi, poate chiar a mai multora, au contribuit atît modificări geografice sau climatice, cît şi competiţia. Însăşi discontinuitatea amintită a iguanidelor a putut să apară atît prin înlocuirea acestora de către agamide în Africa, Asia sudică şi Australia, cît şi datorită dispariţiei lor în zona nordică în urma răcirii climei.

Aceeaşi discontinuitate este explicată de unii autori prin modificări climatice sau geografice, de alţii prin dispariţie în urma competiţiei. De exemplu prezenţa a numeroase familii şi genuri de nevertebrate numai în continentele sudice — America de Sud, Africa, Australia, Noua Zeelandă — este explicată de partizanii teoriei punţilor intercontinentale şi a translaţiei continentelor printr-un vechi contact între continentele respective, discontinuitatea datorîndu-se întreruperii ulterioare a legăturii. Din contră, partizanii teoriei permanenţei continentelor explică răspîndirea aceloraşi taxoni presupunînd că ei au fost în trecut răspîndiţi pe întreg globul, iar ulterior au fost înlocuiţi pe continentele nordice de forme moderne mai competitive.

CAPITOLUL 4

Faunele: elementele lor componente şi unităţile zoogeografice regionale

Sub numele de faună se înţelege totalitatea speciilor de animale care trăiesc într-o anumită localitate sau zonă mai mare. Sfera termenului este deci largă; în mod practic însă, în lucrările de zoogeografie (nu în cele de pură faunistică locală), termenul se foloseşte nu pentru speciile unui singur biotop, ci pentru cele ale unui teritoriu sau acvatoriu larg, în genere bine conturat şi care cuprinde un număr mai mare de biotopuri.

MECANISMELE GENEZEI FAUNELOR

Fauna actuală a oricărei regiuni este rezultatul unei evoluţii istorice. O analiză judicioasă a modului de formare a faunelor a fost dată de E. Mayr (1965), care distinge următoarele tipuri de origine:

1. **Radiere autohtonă adaptativă.** Acesta este modul obişnuit de evoluţie a faunelor unor regiuni bine izolate, în care dintr-un număr redus de specii iniţiale, ajunse acolo întîmplător, au evoluat numeroase specii şi taxoni superiori. Caracteristice pentru asemenea faune sînt adaptările ecologice foarte diferite pe care le manifestă specii relativ înrudite, aparţinînd aceluiaşi ordin, familie sau chiar gen. Prin radiere adaptativă au evoluat, de exemplu, fauna de mamifere a Australiei (marsupialele), faunele arhipelagurilor Hawaii (îndeosebi păsările, familia *Drepaniidae*, şi gasteropodele, familia *Achatinellidae*) şi cea din Galapagos (familia de păsări *Geospizidae*).

Speciaţia făcîndu-se exclusiv sau aproape exclusiv prin izolare geografică, o faună strict localizată, ca cea a unei insule mici, nu poate evolua prin radiere adaptativă dintr-un număr redus de strămoşi. Fenomenul a avut loc însă pe teritorii mult mai extinse: arhipelaguri formate din multe insule, continente bine izolate (America de Sud, din eocen pînă în pliocen, Australia), insule foarte mari (Madagascar), în care există

nenumărate bariere mai mult sau mai puţin relative, care permit izolări temporare şi reîntîlniri ale speciilor nou formate. Alternanţele de climat umed şi arid (de exemplu în Australia) uşurează extinderea şi restrîngerea arealelor şi, implicit, speciaţia (capitolul al II-lea, centrele de specificaţie).

2. **Colonizare repetată sau continuă dintr-o sursă unică.** Faunele anumitor regiuni constau în întregime din descendenţii imigranţilor din altă regiune. E. Mayr foloseşte termenul de „colonizare continuă"; considerăm însă mai corect să vorbim de „colonizare continuă sau repetată", întrucît în anumite cazuri aportul de colonişti are loc în mod neîntrerupt (cazul insulelor tinere, a căror faună se îmbogăţeşte treptat cu specii sosite de pe continent sau de pe o insulă mare apropiată), pe cînd în alte cazuri colonizarea se face din aceeaşi sursă numai în anumite epoci separate prin perioade de izolare perfectă.

Prin colonizare dintr-o sursă unică provin faunele tuturor insulelor situate în apropierea unui continent, dar la mare distanţă de toate celelalte continente, faunele ţinuturilor periferice ale continentelor (vestul Americii de Nord, populat, cel puţin în privinţa faunei acvatice, exclusiv cu specii provenite din centrul şi estul continentului, extremitatea sudică a Americii de Sud şi a Australiei, anumite lacuri care n-au avut legături decît cu un singur sistem fluviatil etc.).

3. **Colonizare repetată sau continuă din mai multe surse.** Faunele majorităţii continentelor şi multor insule constau din specii ai căror strămoşi au venit din cel puţin două alte regiuni. De exemplu, în fauna Madagascarului se disting elemente de origine gondwaniană (descendenţii faunei ce popula toate continentele sudice), forme de origine africană şi altele de origine indiană; în fauna Africii, forme autohtone (poate descendenţi ai unor forme gondwaniene), forme de origine sud-americană, europeană şi sud-asiatică (indo-malaeză). În unele cazuri, formele de aceeaşi origine au şi aceeaşi vechime geologică, diferită de vîrsta formelor avînd altă origine. Aşa, de pildă, dintre peştii dulcicoli ai Africii, cei de origine sud-americană au o vechime cretacică sau cel puţin paleogenă [18], pe cînd cei de origine indo-malaeză au o vechime pliocenă. În alte cazuri însă, o regiune este populată în mod continuu cu specii provenite din două sau mai multe alte regiuni. Este cazul mai ales al insulelor situate la aproximativ aceeaşi distanţă între două continente (Sf. Elena şi Ascension din Atlantic) sau în orice caz accesibile din ambele direcţii (cazul arhipelagului Hawaii, mai apropiat de celelalte arhipelaguri polineziene prin intermediul cărora pătrunde fauna sud-asiatică, dar accesibil şi dinspre America) şi a căror populare se poate face în prezent, ca şi în trecut, prin mijloace active sau pasive de răspîndire a animalelor, iar nu graţie unor reduceri temporare ale eficienţei barierelor.

[18] Respectiv strămoşii lor au venit din America de Sud în Africa în cretacic sau paleocen, actualele specii africane fiind evident mult mai recente.

4. **Fuzionare a două faune.** Acest mod de formare a faunelor presupune o unire intimă a două faune, în prealabil bine izolate printr-o barieră eficace și care ajung să se unească tocmai în urma dispariției acestei bariere. Teoretic simplă, această modalitate de formare a faunei se realizează greu, în măsura în care este vorba de faune mari, bine distincte și deci răspîndite fiecare pe un areal vast. Fuzionarea faunelor presupune fuzionarea arealelor, iar aceasta se realizează prin dispariția barierelor, ceea ce permite pătrunderea multor specii din prima faună inițială în arealul celei de-a doua. Fiind însă vorba de faune mari, în cadrul cărora există o serie de deosebiri ecologice, este evident că nu toate speciile faunei A vor popula arealul faunei B și în orice caz nu întreg arealul. Practic, fiecare din cele două faune se va îmbogăți cu un mare număr de specii provenind din cealaltă faună. Acest tip teoretic de formare a faunelor este de aceea greu de separat de tipul precedent, faună formată prin colonizare de mai multe surse.

E. Mayr (1965) citează ca exemplu de faună formată prin fuzionarea a două faune anterioare pe cea de păsări din Wallacea (Indonezia estică : insulele Sulawesi, Lombok, Timor, Moluce etc., situate între regiunea orientală și cea australiană) și cea a Americii Centrale. Credem că ambele faune pot fi considerate exemple tipice de formare prin colonizare din două surse ; singura deosebire față de exemplele de faune originare prin colonizare din mai multe surse citate de Mayr (ornitofauna Madagascarului și a Noii Zeelande) este că la acestea două din urmă aportul unei surse este apreciabil mai important decît al celei de-a doua, pe cînd în cazul Wallaceei și Americii Centrale elementele indo-malaez și australian, respectiv cel nord — și cel sud-american, sînt aproape egale ca importanță. Dacă luăm în considerare nu numai păsările, ci și alte grupe de animale, constatăm, de exemplu, că între peștii dulcicoli ai Americii Centrale se întîlnesc nu numai genuri de origine nord — sau sud-americană, și o serie de grupuri autohtone din ordinul ciprinodontiformelor (G. S. Myers, 1966; R. R. Miller, 1966). Examinînd tot peștii dulcicoli, se constată că foarte puține forme de origine nord-americană ajung în America Centrală (și nu pînă în sudul ei) ; numărul speciilor sud-americane e mai mare, dar puține din ele ajung pînă în nordul Americii Centrale. Putem vorbi deci cel mult de un început de fuzionare a două faune.

De o totală fuzionare a două sau mai multe faune putem vorbi numai în cazul unor areale extrem de mici care, în urma dispariției barierei, se unesc atît de intim, încît toate speciile ajung să fie răspîndite pe întregul areal comun. Este cazul, de exemplu, al lacului Victoria din Africa, care în cursul perioadelor aride a fost fragmentat în mai multe lacuri ce s-au contopit ulterior ; de asemenea, unele insule provin din fuzionarea a două sau mai multe insule. Dar, în asemenea cazuri, faunele respective erau asemănătoare între ele, fuzionarea lor fiind puțin semnificativă din punct de vedere zoogeografic. Un caz de contopire a două continente, și nu printr-un istm îngust, cum este America Centrală, ci pe un front larg, a avut loc în oligocen, o dată cu secarea mării din regiunea Obi și atașarea Euro-

pei la Asia. Atunci poate să fi avut loc o adevărată fuzionare totală a două faune mari şi mult deosebite între ele, dar fenomenul a avut loc într-un trecut mult prea depărtat pentru a putea fi analizat amănunţit.

5. **Adaptarea la un habitat specializat.** E. Mayr distinge şi acest tip de geneză a unei faune, arătînd însă că el nu caracterizează, ca cele patru tipuri anterioare, anumite regiuni geografice, ci medii ecologice aparte, cum ar fi cel abisal, munţii, deşerturile şi, adăugăm noi, domeniul cavernicol şi celelalte domenii hipogee. Considerăm că nu este vorba de o modalitate mult diferită de celelalte patru, întrucît mediile respective sînt insulare, iar ocuparea lor se face ca şi în cazul insulelor din vecinătatea continentului. Singura diferenţă constă în faptul că are loc ocuparea unei nişe ecologice deosebite faţă de cea iniţială. Se ştie însă că există o adaptare gradată la biotopurile specializate, de exemplu, în domeniul cavernicol pătrund specii în prealabil trecute la viaţa endogee, în domeniul hiporeic (şi în genere în toate biotopurile acvatice hipogee) specii care şi în domeniul epigeu se afundau în mîl etc.

În fond, acest tip de geneză a faunei nu este decît o variantă a celui de geneză a faunei prin colonizare continuă dintr-o singură sursă, iar în cazul domeniului marin abisal din mai multe surse, respectiv din toate faunele litorale vecine.

Considerăm distingerea acestor tipuri de geneză a faunelor, făcută de Mayr, drept extrem de realistă şi de utilă ; este surprinzător faptul că, în cei peste 100 de ani de zoogeografie ştiinţifică, nimeni nu s-a preocupat de această problemă teoretică. Ca orice clasificare însă (cu excepţia celor taxonomice, în măsura în care corespund exact filogeniei), şi cea a lui Mayr este relativă. Mayr însuşi constată că „fauna oricărei regiuni extinse este o combinare a celor cinci tipuri" [19]. Am arătat deja că este destul de greu să se facă o delimitare între colonizarea din două surse şi fuzionarea a două faune şi că adaptarea la un habitat specializat poate fi considerată o variantă a colonizării dintr-o singură sursă. În afară de aceasta, radierea adaptativă urmează uneori unei colonizări vechi ; în Australia, marsupialele au provenit prin diversificarea unui strămoş unic sau a unui număr mic de strămoşi iniţiali, sosiţi într-un trecut depărtat fie din Asia, fie din America de Sud ; mamiferele autohtone care au radiat în America de Sud provin din strămoşi depărtaţi de origine nord-americană etc. Dificilă este problema originii grupelor de bază din care s-au diversificat faunele actuale şi care erau răspîndite pe două mase continentale azi separate — Europa şi America de Nord, Africa şi America de Sud sau toate continentele gondwaniene. Un asemenea grup arhaic a apărut la început într-o regiune limitată şi nu mai putem şti în care ; nu putem, de exemplu, afirma despre un anumit grup că este originar din America de Sud şi emigrat în Africa sau invers.

[19] „The fauna of any extended area is actually a composite of all five types".

În cadrul mai multor faune (luate global), se constată un mod de geneză diferit pentru diverşii taxoni. Astfel, fauna de marsupiale a Australiei provine prin radierea autohtonă adaptativă pe baza unui număr redus de strămoşi sosiţi într-o singură perioadă geologică; din contră, fauna de păsări a aceluiaşi continent provine prin colonizare continuă dintr-o sursă unică, Asia (E. Mayr, 1965), urmată de o slabă radiere adaptativă, iar fauna de peşti dulcicoli printr-o colonizare unică a unui peşte primar-dulcicol dinspre Asia, ai cărui descendenţi nu au radiat, şi mai ales prin colonizări continue din surse multiple cu peşti de origine marină, din care numai un număr redus (în primul rînd melanoteniidele) au radiat adaptativ.

În America de Sud, fauna de mamifere provine prin colonizare repetată (dublă) dinspre America de Nord, urmată de radierea adaptativă a descendenţilor primului val, pe cînd fauna de peşti primar-dulcicoli a aceluiaşi continent provine exclusiv prin radiere adaptativă autohtonă.

Deşi această discuţie arată relativitatea parţială a tipurilor de geneză a faunei stabilite de Mayr, nu este mai puţin adevărat că precizia acestor tipuri are o deosebită importanţă pentru înţelegerea probelor teoretice ale genezei faunelor. În cele ce urmează vom căuta să stabilim care din tipurile de geneză a faunelor corespund diverselor categorii de unităţi zoogeografice regionale şi domenii de viaţă.

Radierea adaptativă caracterizează în egală măsură marile centre de evoluţie a taxonilor dominanţi (în primul rînd sud-estul Asiei) şi regiunile bine izolate şi greu accesibile (Australia, Madagascarul, în oarecare măsură America de Sud prepliocenă). Deosebirea este că în centrele de evoluţie a taxonilor dominanţi radierea adaptativă este datorată intensităţii selecţiei şi imposibilităţii aproape totale a pătrunderii unor elemente din afară (formele autohtone fiind mai competitive); ea afectează în egală măsură toate grupele taxonomice mari şi se face pe baza evoluţiei ulterioare a descendenţilor unor taxoni mai vechi, ei înşişi evoluaţi în aceeaşi regiune. Din contră, în regiunile periferice bine izolate şi greu accesibile, radierea adaptativă este posibilă datorită lipsei de concurenţi (şi, implicit, existenţei unor nişe ecologice vide); ea afectează numai grupele de animale cu posibilităţi reduse de deplasare, cum ar fi mamiferele (cu excepţia chiropterelor şi în parte a muridelor) şi peştii primar-dulcicoli (în aceleaşi regiuni, grupele de animale mobile, cum ar fi păsările, provin prin colonizări în genere dintr-o sursă unică), şi se face pe baza evoluţiei divergente a descendenţilor unui număr redus de imigranţi. În centrele de evoluţie a taxonilor dominanţi, radierea adaptativă are un caracter progresiv şi implică „adaptarea generală" (după terminologia lui Ph. Darlington, 1957 şi 1959); în regiuni periferice bine izolate, radierea adaptativă are un caracter mai degrabă conservator şi implică cel mult „adaptarea la condiţii speciale" sau „locale". Formele provenite prin radiere adaptativă în asemenea regiuni sînt destinate, mai curînd sau mai tîrziu, să dispară în faţa concurenţei formelor originare din marile centre de evoluţie.

Colonizarea repetată din sursă unică caracterizează insulele nu prea depărtate de continente, extremitățile în general reci ale continentelor, mediile refugiale. Izolarea relativă a acestor regiuni sau medii determină „acumularea de relicte" de vîrste diferite (Ph. Darlington, 1965), relictele mai vechi fiind eliminate treptat de cele noi. Cînd izolarea se perfectează, pătrunderea de noi forme nu mai este posibilă şi se ajunge, în cazul în care există suficiente nişe ecologice disponibile, la radiere adaptativă.

Colonizarea repetată (periodică sau continuă) din mai multe surse are loc în ţinuturile de răscruce, în continentele sau regiunile situate în calea migraţiunilor, respectiv accesibile din mai multe centre de diferenţiere. În modul acesta se nasc faunele cele mai complexe, ale căror specii aparţin mai multor „straturi" (după terminologia lui Th. Arldt (1907, 1938), „elemente genetice" sau „elemente faunistice").

O menţiune aparte merită marile lacuri vechi Ohrida, Tanganyika şi celelalte mari lacuri africane şi îndeosebi Baikalul. Se ştie că în fauna acestor lacuri există „roiuri" de specii înrudite, cele mai tipice cazuri fiind cel al ciclidelor din lacurile africane, al cotocomeforidelor şi amfipodelor din Baikal. Majoritatea autorilor consideră că în aceste lacuri a avut loc o speciaţie intralacustră [20]. Este incontestabil că fenomenul a avut loc, de exemplu, pentru ciclidele din lacurile africane (numărul foarte mare al acestora contrastează cu numărul mic al speciilor endemice şi neendemice din alte familii de peşti). Credem însă că a avut loc şi o colonizare repetată, continuă sau intermediară, cu specii din reţeaua cu care lacul are şi a avut legături. Colonizarea din surse multiple este verosimilă îndeosebi în cazul lacului Baikal, a cărui vechime este cel puţin paleogenă şi în care au putut pătrunde în repetate rînduri elemente din vechile faune ale fluviilor siberiene, azi puternic depopulate.

ELEMENTE COMPONENTE ALE FAUNELOR

PROBLEMA VECHIMII ŞI ORIGINII ELEMENTELOR FAUNISTICE

Faunele actuale constau din elemente mult diferite, atît ca vechime, cît şi ca origine. Vechimea şi originea unui element faunistic (gen, specie, subspecie) pot fi apreciate după criterii diferite. Putem lua în considerare vechimea absolută a speciei — momentul în care ea s-a format — şi vechimea în fauna respectivă — momentul în care a pătruns în acea faună. Pentru o serie de specii recent pătrunse într-o faună (exemple s-au dat în capitolul al III-lea) se cunoaşte uneori chiar anul pătrunderii (de exemplu în diferite localităţi din ţara noastră se cunoaşte anul în care a pătruns guguştiucul,

---

[20] Eventual alopatrică: prin fragmentarea periodică a unor lacuri, de exemplu Victoria, sau prin izolarea în biotopuri discontinue (vezi şi capitolele al II-lea şi al VIII-lea).

Streptopelia decaocto). Pătrunderea treptată a diferitelor specii animale şi vegetale a putut fi urmărită şi în insula vulcanică Krakatau, a cărei întreagă floră şi faună au fost distruse în urma cataclismului vulcanic din anul 1883 şi a cărei repopulare a început cu cîţiva ani mai tîrziu şi continuă de atunci.

Pentru perioadele mai depărtate, paleontologia furnizează date uneori destul de precise; se pot data, de exemplu, cu precizii care merg pînă la jumătatea de mileniu deplasările postglaciale ale faunelor şi florelor terestre, dulcicole şi marine din Europa şi America de Nord. Pentru perioadele mai depărtate, datarea este mai vagă, se face la scară geologică (de exemplu pătrunderea genului *Hipparion*, ulterior a genului *Equus* sau a unor întregi faune, cum ar fi cea de Siwalik în Europa). Pe bază paleontologică se pot urmări deplasările unui număr redus de specii, în primul rînd ale vertebratelor şi moluştelor, precum şi ale unor plante; dar pătrunderea unui complex faunistic într-o regiune înseamnă pătrunderea nu numai a speciilor care se fosilizează, dar şi a celor cu aceeaşi origine şi răspîndire. Este evident, de exemplu, că speciile nefosilizabile de crustacee (mizide, amfipode etc.) de tip ponto-caspic au întovărăşit moluştele (adacnidele, *Micromelania*, *Caspia*) aparţinînd aceluiaşi tip, iar pătrunderea masivă a fagului şi a diverselor specii de stejari în ţara noastră a însemnat şi pătrunderea insectelor şi a celorlalte nevertebrate şi vertebrate care trăiesc şi în pădurile respective. În modul acesta se poate data apariţia într-o regiune a unui număr destul de mare de specii, pe baza apariţiei, stabilită paleontologic, a speciilor însoţitoare.

Vechimea absolută a unei specii, adică momentul diferenţierii ei dintr-o specie anterioară, este mult mai greu de stabilit. În majoritatea cazurilor, prima semnalizare pe bază paleontologică a unei specii nu corespunde momentului formării acesteia, ci momentului (la scară geologică) în care ea a pătruns în regiunea respectivă dintr-o altă regiune (adevărata sa patrie), insuficient sau chiar de loc cercetată paleontologic. Este adevărat că se cunosc şi unele cazuri de „evoluţie pe loc" a unor specii, de transformare treptată a unei specii în alta, aparent fără aport din afară; dar şi în asemenea cazuri nu putem şti dacă transformarea nu a fost determinată de pătrunderea treptată de exemplare conspecifice aparţinînd altei rase geografice, ceea ce a dus la modificarea gradată a componenţei genotipice a populaţiei locale. Pe de altă parte, o asemenea transformare pe loc fiind lentă, nu se poate vorbi de un moment precis de transformare a unei specii în alta. De altminteri, transformarea treptată a unei specii vechi în alta nouă, fără scindarea în două specii-fiice, nu este un adevărat fenomen de speciaţie (E. M a y r, 1963). Speciaţia presupune apariţia unei bariere reproductive în cadrul unei specii, ca urmare a unei izolări geografice. Începutul fenomenului speciaţiei a coincis deci cu apariţia barierei geografice care a scindat arealul iniţial; desăvîrşirea speciaţiei corespunde momentului în care cele două forme ajung în contact fără a hibridiza. În regiunile bine studiate din punct de vedere paleogeografic, aceste momente se pot stabili, mai ales dacă este vorba de perioade geo-

logice apropiate (glacial, postglacial). De exemplu, în cazul perechilor de specii est- şi vest-europene deja amintite (capitolul al III-lea), cum sînt *Bombina variegata* şi *B. bombina*, *Luscinia megarhynchos* şi *L. luscinia*, întreruperea arealului a avut loc în glacial, iar desăvîrşirea speciaţiei, respectiv reîntîlnirea formelor izolate în glacial, a avut loc în postglacial. În unele cazuri, cele două forme nu au reajuns în contact (deci faptul că le considerăm specii distincte este oarecum arbitrar); de pildă lostriţa (*Hucho hucho*), peşte endemic în bazinul Dunării, provine dintr-o colonie a lostriţei siberiene (*H. taimen*) care în glacial a pătruns în bazinul Dunării, iar întreruperea arealului a avut loc în cursul încălzirii climatice postwürmiene. Se poate deci afirma că specia *H. hucho* are o vechime postglacială şi aceeaşi vechime sîntem îndreptăţiţi să o atribuim subspeciilor de capră neagră (*R. rupicapra*) (fig. 14); arealul acestei specii era continuu în glacial, iar discontinuitatea (care a izolat subspeciile) a intervenit în postwürmian.

În cazurile amintite, drept criteriu al stabilirii vîrstei speciei sau subspeciei am luat momentul întreruperii continuităţii arealului. Însă în cazurile în care discontinuitatea dintre arealele speciilor este prea mare, nu mai avem siguranţa că vechimea speciilor coincide cu momentul apariţiei discontinuităţii. Este de pildă, cazul, amintit anterior (capitolul al III-lea, fig. 16), al celor trei specii ale subgenului *Rheogobio* răspîndite în bazinul Dunării, în rîurile de la nord de Munţii Caucaz şi în fluviul Huanhe. Este probabil că discontinuitatea a survenit tot în glacial, dar este posibil, chiar probabil ca în arealul continuu al subgenului să nu mai fi trăit în cursul pliocenului o specie unitară, ci că deja erau diferenţiate cele 3 specii actuale şi încă altele care în glacial au dispărut. Există însă posibilitatea ca în pliocen să fi trăit o specie încă unitară, constînd din subspecii legate de forme intergradante; în acest caz, actualele specii au o vechime glacială ca specii, iar ca subspecii una pliocenă.

În multe cazuri, speciaţia geografică nu înseamnă înlocuirea unei specii-mamă prin două specii-fiică de aceeaşi vechime, ci apariţia unei specii-fiică alături de specia mamă care continuă să existe. Speciia-fiică este mai tînără şi în genere putem determina numai vîrsta ei. De exemplu, în cazul amintit al lostriţei (*H. hucho*), putem afirma că ea are o vîrstă glacială, pe cînd specia-mamă, *H. taimen*, este mai veche; această specie continuă să existe ca atare, indiferent de faptul că din ea s-a desprins o colonie ce a devenit specie nouă. Un alt exemplu este tot al unui peşte din apele noastre dulci: *Sabanejewia romanica* (nisipariţa), al cărei areal a fost amintit anterior. Este foarte probabil că această specie s-a format iniţial ca subspecie de *S. aurata*, izolată o perioadă de timp în actualul ei areal din Muntenia vestică şi Oltenia (P. Bănărescu, 1966). Ar fi posibil, reconstituind evoluţia paleogeografică a reţelei fluviatile din România, să stabilim perioada cînd a avut loc izolarea populaţiilor care au dat naştere lui *S. romanica* şi cînd a încetat această izolare şi să datăm geneza acestei specii, dar aceasta nu ne spune nimic asupra vechimii speciei-mamă, *S. aurata*.

În zoogeografie, mai ales în problemele care privesc faunele continentelor și marilor regiuni, este adesea mai important să stabilim nu vechimea absolută ori locală a speciilor, ci pe cea a taxonilor mari. Se știe, de exemplu, că ordinul de pești dipnoi *Ceratodiformes*, reprezentat actualmente printr-o singură specie, *Epiceratodus forsteri*, în două rîuri din Queensland (Australia), era răspîndit în pensilvanian (etaj al carboniferului) pe mai multe continente, iar în trias a pătruns în Australia, avînd de atunci o existență neîntreruptă în acest continent (fapt dovedit paleontologic); în restul lumii, ordinul a dispărut în oligocen. Vechimea triasică a ordinului în Australia are o semnificație mai profundă pentru caracterizarea generală a faunei continentului și pentru înțelegerea relațiilor cu faunele celorlalte continente decît vechimea genului și a speciei actuale; vechimea acestora interesează exclusiv relațiile dintre faunele actuale și fosile ale diverselor rîuri ale Australiei. Tot din trias se cunosc în Australia reprezentanți puțin diferiți de cei actuali ai ordinului de izopode dulcicole *Phreatoicoidea*, răspîndit în apele dulci ale continentelor sudice. Vechimea triasică a ordinului în Australia dovedește marea vechime a legăturilor faunistice dintre continentele sudice și faptul că în acest continent evoluția a decurs foarte lent; vechimea diferitelor specii ale ordinului are un interes minor și privește numai relațiile dintre faunele locale ale continentului.

Pe lîngă problema vechimii taxonilor ce alcătuiesc o faună, se pune și aceea a originii lor. Și în această privință pot exista mai multe criterii; se poate lua în considerare originea speciei a subspeciei sau a taxonului superior. Așa, de exemplu, în Europa familia *Cyprinidae* este imigrată, fiind originară din sud-estul Asiei; dintre subfamiliile și genurile acesteia, unele sînt originare din Siberia, altele din Asia estică, iar speciile unele din Asia estică, altele din Siberia și altele sînt autohtone în Europa. Problema va fi discutată mai pe larg în paginile următoare.

Stabilirea locului de origine al diferiților taxoni este dificilă. Materialul paleontologic este insuficient și incomplet; surprizele sînt mai mari în paleontologie decît în zoologie. În stabilirea locului de origine al speciilor se apelează, în afară de datele paleontologice, la o serie de alte date furnizate de răspîndirea generală a speciei și taxonilor din care ea face parte, la trecutul paleogeografic al regiunii respective și la ecologia speciei. În general, sîntem tentați să considerăm că o specie s-a format în partea centrală a arealului actual și acolo unde condițiile de viață corespund cel mai bine cerințelor ecologice ale speciei. În cazul endemismelor cu areal limitat, se consideră în mod curent că arealul actual corespunde locului de formare a speciei.

După părerea noastră, se poate afirma aproape cu certitudine că arealul actual corespunde patriei inițiale numai pentru acele specii cu areal limitat care nu prezintă caractere prea arhaice sau care nu diferă prea mult de speciile înrudite sau al căror areal este situat în vecinătatea arealelor unor specii înrudite vicariante, iar în apropierea arealului spe-

ciei respective nu există regiuni ale căror faune să fi fost puternic decimate de modificări climatice sau geologice.

Dăm mai jos cîteva exemple de specii de pești dulcicoli a căror origine se poate deduce din răspîndirea actuală.

Dintre speciile (capitolul al III-lea) subgenului *Leuciscus* s. str. deja amintite, 4 sînt vicariante între ele şi cu specia larg răspîndită *L. leuciscus*, alte două coexistă în lacul Issîk-Kul, iar ultima este endemică în bazinul Donului, unde coexistă cu *L. leuciscus* (fig. 17). Deoarece arealele primelor 4 specii sînt învecinate între ele şi cu cel al lui *L. leuciscus*, considerăm că ele s-au format în actualul areal prin izolare geografică; cele două specii din Issîk-Kul s-au format în acest lac prin dublă colonizare şi prin acelaşi mecanism a apărut *L. danilewskii* în bazinul Donului; cît despre specia euro-siberiană *L. leuciscus*, ţinînd seama că în genere ihtiofauna Europei estice şi centrale are origine siberiană, considerăm că s-a format în Siberia şi a pătruns ulterior în Europa.

Am mai amintit (capitolul al III-lea) ca exemplu de taxon superior ale cărui specii sînt parţial vicariante subgenul *Squalius* (tot din genul *Leuciscus*). Majoritatea speciilor au areale limitate, în cea mai mare parte vicariante sau ce se întretaie parţial, dar în Asia Mică, Caucaz etc., alături de o serie de specii endemice, trăieşte şi specia larg răspîndită *L.* (*Sq.*) *cephalus* (fig. 18). Şi în acest caz ne considerăm îndreptăţiţi să afirmăm că speciile cu areal limitat s-au format în actualul areal; în schimb, specia larg răspîndită, *L. cephalus*, care este în primul rînd est- şi central-europeană, credem că nu s-a format în arealul actual, ci în Siberia, pe considerentul că ihtiofauna Europei estice şi centrale are în general o provenienţă siberiană recentă.

Genul *Alburnoides* cuprinde 4 specii, dintre care 3 sigure: *A. bipunctatus* în Europa, Asia Mică, R.S.S. Turkmenă şi fluviul Amu-Daria, *A. taeniatus* în Amu-Daria şi Sîr-Daria şi *A. oblongus* în Sîr-Daria; speciile sînt deci în genere vicariante, numai în Amu-Daria şi Sîr-Daria coexistă cîte două (fig. 25). Pare verosimil din această răspîndire că *A. taeniatus* s-a format în Amu-Daria, iar *A. oblongus* în Sîr-Daria; ţinînd însă seama de faptul că ambele specii au caractere de primitivitate (L. S. Berg, 1948—1949), nu putem afirma aceasta ca ceva aproape sigur; este posibil şi ca ele să fi avut în trecut un areal mai larg şi să fi fost împinse în actualul areal periferic de specia mai evoluată, *A. bipunctatus*. Deci, în acest caz, caracterul de primitivitate al unor specii cu areal limitat nu ne mai permite, ca în cele două cazuri precedente, să afirmăm că ele s-au format în arealul actual.

În cazul, amintit de repetate ori, al celor trei specii ale subgenului *Rheogobio* (fig. 16), distanţa mare dintre arealele lor nu ne permite să afirmăm că cele sînt autohtone în actualul areal. De exemplu este posibil ca *G. uranoscopus*, endemic în bazinul Dunării, să se fi format în cel al Niprului sau Donului.

Între speciile cu areal limitat, cele pentru care avem evasicertitudinea că s-au format în arealul actual sînt cele strict cavernicole, care

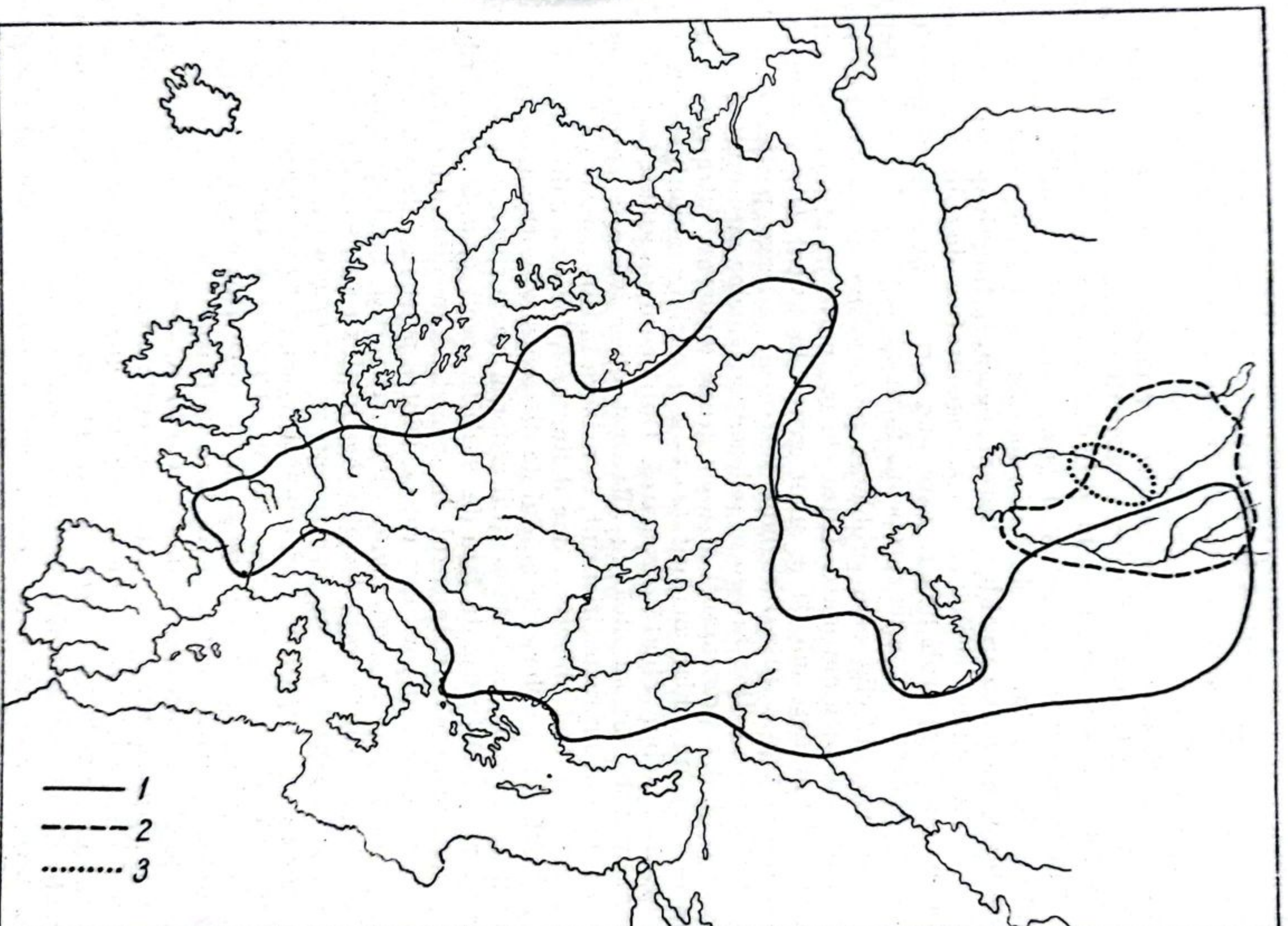


Fig. 25.—Răspîndirea celor trei specii sigure ale genului *Alburnoides*. *1*, *A. bipunctatus*; *2*, *A. taeniatus*; *3*, *A. oblongus* (orig.)

nu pot ieşi din peşteri în mediul epigeu. Nu putem însă afirma acelaşi lucru pentru animalele hipogee acvatice — freatice sau hiporeice —, cărora pînza de apă freatică le oferă posibilităţi de expansiune (dovadă este arealul destul de larg al unora dintre ele, cum ar fi *Bathynella natans*).

Se poate afirma că sînt autohtone şi multe specii insulare cu areal limitat; condiţia este ca în regiunile învecinate (alte insule apropiate, continent) să existe specii înrudite vicariante sau să reiasă din răspîndirea speciilor înrudite formarea recentă, prin dublă colonizare a speciei insulare.

Concluzia generală este că singurele specii care pot fi considerate autohtone în arealul lor sînt *neoendemismele* (endemismele recente). Despre multe specii cu areal larg putem sugera, în funcţie de datele paleontologice, taxonomice, ecologice şi paleogeografice disponibile, regiunea (luată în sens larg) probabilă în care s-au format (este cazul amintit al lui *Leuciscus cephalus*, specie europeană formată foarte probabil în Siberia).

Mult mai dificilă este problema *paleoendemismelor*, specii cu areal limitat, dar cu vechime mare. Între ele fac parte în primul rînd formele arhaice, ultimii descendenţi ai unor grupe în trecut larg răspîndite şi care supravieţuiesc într-o regiune restrînsă, adesea periferică (sudul continentelor etc.). Dar categoria paleoendemismelor este mult mai vastă, în ea intrînd şi reprezentanţi ai unor grupe moderne, între care o bună parte — dacă nu chiar majoritatea — a genurilor monotipice cu areal limitat. Aici trebuie făcută o remarcă. După cum s-a arătat (capitolul I), singura unitate taxonomică cu adevărat obiectivă este specia; genul şi ceilalţi taxoni supraspecifici sînt, în măsura în care corespund filogeniei, unităţi reale şi deci obiective, dar delimitarea lor este subiectivă. Criteriul delimitării genurilor este gradul de diferenţiere morfologică, respectiv hiatusul morfologic; pe baza acestui criteriu, unele specii care au o deosebire morfologică tranşantă faţă de celelalte specii înrudite sînt atribuite unor genuri deosebite. Este cazul, în special, al speciilor adaptate la un mediu nou, de exemplu cel cavernicol. Dintre peşti s-au descris o serie de genuri cavernicole, în genere monotipice, cu areal limitat: *Typhlogarra* în Irak (derivat din *Garra*), *Anoptichthys* în Mexic (derivat din *Astyanax*) ş.a. Genurile respective sînt deci recente şi reprezintă în fond tot neoendemisme care, după toate probabilităţile, s-au format, în arealul actual, mai ales că, fiind cavernicole, ele se deplasează greu sau de loc. Tot neoendemisme sînt o serie de genuri, majoritatea monotipice, de peşti din familia *Ciclidae*, endemice în lacurile Tanganyika şi Nyassa, a căror filiaţie din alte genuri bogate în specii şi în genere larg răspîndite, ca, de exemplu, *Haplochomis*, pare sigură; şi aceste genuri le putem considera născute în actualul areal. Pentru celelalte genuri monotipice cu areal limitat, cum ar fi la noi *Romanichthys*, endemic în bazinul Argeşului, nu avem nici un indiciu care să ne permită să stabilim patria de origine (aceasta în lipsa datelor paleontologice). Probabilitatea ca arealul iniţial al unor astfel de genuri să fie diferit de cel actual este mai mare în regiunea holarctică, care a suferit influenţa puternică a glaciaţiei, decît în regiunile tropicale.

Problema stabilirii originii taxonilor suprageneric devine cu atît mai dificilă, cu cît taxonul are rang mai înalt și deci vechime geologică mai mare. Pentru stabilirea vechimii acestor taxoni se apelează în mai mare măsură la criterii de paleontologie și paleogeografie generală, la criteriul grupului-soră cel mai înrudit (capitolul al VII-lea), la eventualitatea înlocuirii taxonului respectiv din arealul de origine de către un taxon mai competitiv etc. decît în cazul genurilor și speciilor. În cazul nevertebratelor nu se pun în general probleme zoogeografice pentru taxonii superiori familiei și grupului de familii.

CLASIFICAREA ELEMENTELOR DISTINCTIVE DINTRE DOUĂ FAUNE

Pentru ca două faune să poată fi considerate distincte, ele trebuie să se deosebească cel puțin printr-o specie, eventual subspecie, care să existe într-una din ele, lipsind în cea de-a doua. Elementele cele mai caracteristice ale unei faune sînt, evident, *endemismele*; însă, după cum a accentuat Sv. Ekman (1940), cînd comparăm două faune, A și B, nu interesează dacă una sau mai multe din speciile ce caracterizează fauna A sînt endemice sau se întîlnesc și în alte faune (C, D etc.); important este să lipsească în B. După semnificația lor, elementele prin prezența cărora o faună se deosebește de o alta — în genere comparația se face între faune vecine — se împart în două categorii principale, în cadrul ultimei categorii distingîndu-se patru subgrupe (P. Bănărescu, 1965).

1. Elemente reprezentate în a doua faună prin forme vicariante. Formele vicariante pot fi subspecii, specii, genuri sau chiar taxoni suprageneric; cu cît forma vicariantă are un rang mai ridicat în ierarhia taxonomică, cu atît mai mare este diferența dintre ele și deci și separarea lor mai veche. Remarcăm însă că uneori, mai ales cînd cei doi taxoni vicarianți au rang de familie, sînt șanse să fie vorba de o vicarianță secundară (cazul amintit al iguanidelor și agamidelor) (capitolul al II-lea); și în alte cazuri (de exemplu cel al peripatidelor răspîndite în părțile tropicale ale continentelor sudice și al peripatopsidelor din părțile temperate și reci ale acelorași continente sau al astacidelor nordice și al parastacidelor sudice) vicarianța ar putea fi tot secundară.

Din cauza marii importanțe pe care o are izolarea geografică în speciație, prezența de forme înrudite vicariante în două faune arată înrudirea dintre acestea și descendența dintr-o faună strămoșească comună; este vorba deci de faune surori.

2. Elemente care în a doua faună nu sînt reprezentate prin forme vicariante

a. **Specii îndeaproape înrudite cu cîte o specie prezentă în ambele faune.** S-a insistat, în capitolul

consacrat bazelor geografice ale speciaţiei, asupra importanţei dublei colonizări în formarea de specii simpatrice înrudite. Se cunosc taxoni (grupuri de specii înrudite, subgenuri etc., precum şi specii politipice), reprezentaţi pe teritorii relativ vaste prin forme vicariante (specii sau subspecii), iar într-o anumită sau anumite porţiuni restrînse ale acestui teritoriu prin cîte două (ocazional chiar mai multe) forme simpatrice, care, nehibridizîndu-se, sînt specii distincte. E. Mayr (1942, 1963) citează asemenea exemple printre păsările Oceaniei, de pildă în Tasmania *Acanthiza ewingi*, endemică, alături de *A. pusilla*, larg răspîndită (capitolul al II-lea). Cunoaştem numeroase exemple dintre peşti; *Cobitis taenia* (zvîrluga), specie larg răspîndită în Europa şi nordul Asiei Mici, este reprezentată în centrul Asiei Mici prin două specii înrudite (M. Băcescu, informaţie verbală). În cazul, amintit de mai multe ori, al speciilor subgenului *Leuciscus* s. str., în toate bazinele fluviatile ale Europei şi Asiei vestice trăieşte cîte o singură specie, cu excepţia lacului Issîk-Kul, unde trăiesc două specii simpatrice (ambele endemice), şi a bazinului Donului, unde, alături de specia larg răspîndită, *L. leuciscus*, trăieşte şi una endemică, *L. danilewskii* (fig. 19). Reamintim exemplul subgenului *Squalius* (fig. 20), ale cărui specii sînt în genere vicariante, dar în unele fluvii din Asia Mică şi Dalmaţia coexistă două specii, apoi cazul coleopterelor din genul *Nebria*, coexistente în unele masive muntoase din Spania (Ph. Bruneau-de-Miré, 1964) (fig. 8) etc. Sîntem de părere că multe din cazurile de roiuri de specii din lacuri vechi şi alte medii insulare se datoresc unor colonizări repetate din teritoriile învecinate (în cazul lacurilor din reţeaua fluviatilă).

Important este faptul că prin colonizare dublă sau repetată se ajunge ca unele faune să fie simţitor mai bogate, cel puţin în anumiţi taxoni, decît alte faune învecinate şi înrudite; faunele mai bogate (de fapt îmbogăţite) pot apărea drept centre de speciaţie; în realitate, ele nu sînt decît zone de populare ulterioară şi repetată. Multe din faunele caracterizate prin prezenţa unor asemenea specii suplimentare apărute prin colonizare dublă sînt periferice (insule, peninsule etc.); altele însă au o poziţie centrală intracontinentală. O categorie specială o formează faunele masivelor de refugiu, binecunoscute entomologilor (R. Jeannel, 1942); faunele acestor masive s-au îmbogăţit în postglacial cu specii originare din masivele muntoase vecine, care în glacial au coborît în zonele joase, iar în postglacial, în loc să revină în masivele de origine, au populat masivele de refugiu.

În această categorie a elementelor faunistice proprii unei faune, dar înrudite cu o specie reprezentată în ambele faune ar intra, teoretic, speciile formate prin eventuală speciaţie simpatrică (trecere pe altă gazdă etc.) în cadrul unei porţiuni restrînse a arealului speciei-mamă. Dar, subliniem din nou, nu se cunosc cazuri concrete de speciaţie simpatrică.

b. **Forme care în trecut trăiau sau erau reprezentate prin forme înrudite şi în fauna în care actualmente lipsesc.** Prezenţa în trecut a unor forme înrudite

în cea de-a doua faună este în unele cazuri dovedită paleontologic, în alte cazuri dedusă din răspîndirea generală a grupului respectiv. De exemplu în Europa trăiesc numeroase specii şi taxoni superiori ce lipsesc în Siberia, dar reapar (ele sau forme înrudite) în Asia estică. Deoarece singura posibilitate de răspîndire între Europa şi Asia estică a fost prin Siberia şi pentru faptul că în pleistocen a avut loc o depopulare drastică a faunei siberiene, putem da ca sigur că taxonul respectiv a trăit în trecut şi în Siberia.

Toţi taxonii care intră în această categorie au deci un areal discontinuu. Semnificaţia lipsei actuale a taxonilor respectivi în una din cele două faune comparate este diferită, după cum dispariţia a fost determinată de modificări climatice (respectiv geografice) sau de înlocuirea printr-un taxon modern mai competitiv (capitolul al III-lea — cele două categorii de discontinuităţi). În cazul în care dispariţia taxonului se datoreşte unor modificări climatice, fauna în care acesta a dispărut este sărăcită, iar lipsa taxonului are un caracter negativ; în cazul însă că dispariţia taxonului s-a făcut prin înlocuirea cu un taxon mai modern şi competitiv, fauna respectivă este evoluată, iar lipsa taxonului are un caracter pozitiv. În ambele cazuri, fauna în care taxonul este prezent e o faună relictară şi conservatoare.

c. **Forme care niciodată nu au trăit şi nu au fost reprezentate prin forme înrudite în a doua faună.** Afirmaţia că un taxon, indiferent de rangul său, nu a trăit niciodată într-o anumită regiune geografică este riscantă. S-ar putea considera că lipsa în trecut a unui taxon într-o anumită faună nu poate fi dovedită decît în cazul puţinelor grupe pentru care există o documentaţie paleontologică suficientă, deşi chiar în cadrul acestor grupe sînt o serie de lacune. Însă chiar în lipsa de date paleontologice, zoogeografia dispune de metode pe baza cărora se poate afirma, cu destulă probabilitate, despre unii taxoni că nu au trăit niciodată în anumite regiuni. Este cazul îndeosebi al grupelor de animale dominante şi competitive, care, dacă ar fi ajuns cîndva într-o anumită regiune, ar trebui să existe şi azi, deoarece nu ar fi putut dispărea decît în urma unor eventuale cataclisme (care însă ar fi distrus întreaga faună), iar grupe şi mai competitive, care să le fi înlocuit, nu există. S-a amintit deja (capitolul al II-lea) despre răspîndirea familiilor de saurieni *Iguanidae* (America de Sud, insula Madagascar, arhipelagurile Tonga şi Fidgi) şi *Agamidae* (Africa, Asia sudică inclusiv Indonezia, Australia) (fig. 9) şi s-a arătat că agamidele sînt foarte competitive, eliminînd iguanidele dintr-o serie de regiuni. Să comparăm fauna Africii cu cea a regiunilor situate la vest şi est: America de Sud şi insula Madagascar. Iguanidele sînt un grup ce caracterizează fauna Americii faţă de cea a Africii; prezenţa familiei şi în Madagascar dovedeşte că în trecut ea a trăit şi în Africa, deci se încadrează în categoria 2 b (grup care în trecut a trăit şi în a doua faună). Agamidele, din contră, caracterizează fauna Africii faţă

de cea a Americii de Sud, iar faptul că ele sînt un grup competitiv, iar în America trăieşte grupul pe care agamidele l-au eliminat din alte regiuni dovedeşte că această familie nu a existat niciodată în America de Sud; deci ele se încadrează în categoria 2 c (grup care nu a trăit niciodată în a doua faună).

În general, lipsa grupelor competitive de animale în regiuni în care ele ar avea condiţii potrivite de viaţă (marea majoritate a ordinelor de mamifere placentare în Australia şi Noua Zeelandă, familia *Bovidae* în America de Sud, peştii *Ostariophysi* în Australia şi Madagascar) este o dovadă că acestea nu au trăit niciodată în regiunile respective. Remarcăm, de exemplu, că lipsa unor grupe autohtone, deci vechi, de *Ostariophysi* în America Centrală este considerată de G. S. Myers (1966), şi pe bună dreptate, o dovadă incontestabilă că în America de Sud acest grup dominant de peşti dulcicoli nu a putut în nici un caz să pătrundă din America de Nord, căci altfel ei ar fi suferit o diversificare puternică şi ar fi dat endemisme vechi în America Centrală.

Evident, există şi alte grupe de animale, nu numai cele dominante, despre care se poate afirma că nu au trăit niciodată în anumite regiuni. De exemplu se poate da ca sigur faptul că o serie de familii holarctice de mamifere (*Talpidae*, *Seleviniidae*, *Aplodontidae*, *Castoridae*) şi de peşti dulcicoli (*Percidae*, *Esocidae*, *Centrarchidae*) nu au trăit niciodată în regiuni ca America de Sud, Africa de sud etc. şi cu atît mai puţin în Australia sau Noua Zeelandă. Pentru aceste grupe însă, absenţa lor de totdeauna în anumite regiuni se poate afirma cu mai puţină certitudine decît în cazul grupelor competitive şi dominante de animale, neavînd o bază teoretică atît de sigură.

Pentru raionarea zoogeografică mai ales a unităţilor regionale de rang superior, inclusiv a superregiunilor, această categorie de elemente faunistice este cea mai importantă.

d. Endemisme ale căror origini şi afinităţi sistematice sînt nesigure. În această categorie intră toate speciile şi taxonii superiori care nu pot fi încadraţi în nici unul din grupele anterioare. Este o categorie provizorie; pe măsură ce se lămuresc afinităţile taxonilor respectivi, formele incluse în această categorie se repartizează celorlalte categorii.

CATEGORII DE ELEMENTE FAUNISTICE

După cum am arătat, orice faună este alcătuită din elemente de origini şi vechimi diferite. Evoluţia este întovărăşită de migraţiuni, de pătrunderea într-o faună a unor elemente din afară, care se încetăţenesc şi evoluează, dînd specii endemice, şi aşa mai departe. Originea elementelor unei faune poate fi considerată în mod diferit, după cum luăm în considerare originea familiei, a genului sau a speciei. De exemplu o serie de familii de mamifere prezente în America de Sud, cum ar

fi cervidele şi camelidele, au pătruns aici din America de Nord, dînd genuri endemice sud-americane, iar specii ale acestor genuri, pătrunse ulterior în America de Nord, pot fi considerate aici (dacă nu ţinem seama de originea familiilor) drept imigranţi sud-americani. Dintr-un alt punct de vedere, specii ale acestor genuri sînt proprii diverselor provincii şi districte zoogeografice sud-americane, încadrîndu-se în cercuri de elemente sau complexe faunistice sud-americane, împreună cu specii aparţinînd unor familii autohtone sud-americane.

Clasificarea zoogeografică a elementelor unei faune poate fi deci diferită, după cum luăm ca bază originea speciilor sau a taxonilor supraspecifici. În acelaşi timp, se pot folosi două criterii într-o asemenea clasificaţie.

1. **Exclusiv răspîndirea actuală.** În modul acesta se procedează cînd se face analiza zoogeografică obişnuită a unei faune locale. Aşa, de exemplu, P. Bănărescu (1957), analizînd ihtiofauna dulcicolă a României, a împărţit speciile în: endemice în bazinul Dunării, comune Dunării cu Nistrul, est-europene, euro-siberiene, holarctice etc.; genurile cărora le aparţin aceste specii sînt, la rîndul lor, clasificate în europene, euro-siberiene, holarctice, eurasiatice etc.; şi în cadrul familiilor s-ar putea deosebi categorii pe baza aceluiaşi criteriu (holarctice, eurasiatice, megaceice etc.). Este deci o împărţire pur faptică, ce se bazează exclusiv pe arealul actual; generalizări se fac numai prin aceea că taxonii ale căror areale nu sînt tocmai identice se înglobează în aceeaşi categorie (de exemplu drept specii nord-ponto-caspice sînt considerate atît unele al căror areal se întinde de la Ural pînă la Dunăre, cît şi altele răspîndite de la Volga pînă în colţul nord-vestic al Asiei Mici). Analiza zoogeografică este prima etapă în determinarea originii geografice a taxonilor.

2. **Criteriul genetic.** Speciile şi taxonii superiori se grupează după originea lor probabilă, care se stabileşte în funcţie de arealul actual şi de arealele formelor înrudite, de date paleontologice, ecologice şi paleogeografice. Mai mulţi autori au împărţit fauna lumii sau a unor regiuni limitate în elemente faunistice; deosebirile dintre rezultatele lor se datoresc punctului de vedere adoptat, respectiv scopului propus: unii au căutat să stabilească originea faunei continentelor sau a marilor regiuni zoogeografice ale lumii, alţii originea unor faune mai restrînse (sau numai a unor grupe taxonomice), iar alţii a speciilor. Redăm criteriile şi concluziile cîtorva din aceşti autori.

a. „Stratele“ lui Th. Arldt, în cele două ediţii ale operei sale fundamentale, *Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt* (1907, 1938), cunoscutul biogeograf şi paleogeograf Th. Arldt a căutat să stabilească pentru fiecare din regiunile zoogeografice ale lumii originea, în linii mari, a componentelor faunistice şi floristice sau perioada

geologică în care strămoşii speciilor actuale au pătruns în regiunea respectivă. Bazat pe o documentaţie în mare parte paleontologică, el însuşi avînd un punct de vedere în parte geologic, A r l d t a folosit termenul de „strat" („Schichte"), făcînd apropierea între formele pătrunse într-o anumită regiune în diverse perioade şi stratele grologice corespunzătoare perioadei respective şi în care strămoşii formelor actuale se păstrează ca fosile. Încadrarea taxonilor prezenţi şi dispăruţi în aceste strate se face în primul rînd după criteriul cronologic — perioada pătrunderii în regiune a primilor strămoşi. Pentru grupele fosilizabile, perioada se stabileşte pe bază paleontologică; pentru cele care nu au lăsat fosile, se foloseşte metoda analogiei, pe baza răspîndirii geografice actuale a taxonomului respectiv şi a taxonilor înrudiţi. Pentru continente cum sînt Africa şi America de Sud, a căror evoluţie a parcurs etape bine conturate, caracterizate fiecare prin alte relaţii paleogeografice, fiecărei perioade geologice îi corespund alte relaţii faunistice, astfel încît există o concordanţă între vechimea şi originea geografică a elementelor faunistice. Nu acelaşi lucru este valabil pentru regiunea holarctică, care în fiecare perioadă geologică a fost caracterizată prin relaţii geografice complexe atit între teritoriile componente (America de Nord, nordul Asiei, Europa), cît şi între acestea şi restul continentelor. „Stratele" stabilite de A r l d t pentru regiunile australiană, neotropicală şi etiopiană sînt de aceea mult mai reale decît cele stabilite pentru regiunile orientală şi mai ales holarctică.

A r l d t a denumit fiecare strat după cîte un grup de animale (în genere mamifere) considerat tipic. O mare deficienţă a operei sale a fost că, în ediţia din 1938, el a căutat să încadreze în aceleaşi strate cu fauna şi flora terestre (şi dulcicole) şi fauna marină litorală, ale cărei legi de răspîndire sînt cu totul altele; pe alocuri, el a fost nevoit să propună noi strate, exclusiv pentru grupele marine. De aceea, ediţia lucrării sale din 1907 este, din punctul de vedere al concepţiei, superioară celei din 1938.

Pentru regiunea australiană, A r l d t distinge : stratul monotremelor (de vechime cel puţin jurasică şi trădînd legături cu fauna Indiei şi Africii; în acest strat se încadrează grupele de animale comune tuturor continentelor sudice), stratul marsupialelor (de vechime cretacică, trădînd după A r l d t , legături cu fauna sud-americană, respectiv antarctică), şi stratul muridelor (înglobînd forme imigrate recent dinspre Indonezia, din insulă în insulă şi nu printr-o legătură continentală continuă). Pentru fauna marină se mai adaugă stratul scvaliodontidelor.

În fauna Americii de Sud, A r l d t distinge: stratul sparosodontidelor (grupele comune cu Africa, ai căror strămoşi au pătruns în mezozoic), al edentatelor (descendenţii formelor migrate în cretacic din America de Nord), al vespertilionidelor (forme sosite prin zbor din America de Nord în miocen) şi, în fine, al felidelor (forme pătrunse în pliocen o dată cu formarea istmului Panama). Este curios faptul că A r l d t încadrează o serie de grupe din alte clase de animale avînd o răspîndire africano-sud-americană (de exemplu peştii ostariofisi: caracoideii şi siluriformele) în stratul edentatelor şi nu, cum ar fi logic, în cel al sparosodontidelor.

Pentru insula Madagascar, stratele ar fi: al lemuridelor (formele cele mai vechi, trădînd legături atît cu fauna veche africană, cît și cu cea sud-americană), al viveridelor (forme venite în miocen din Africa) și al suidelor (forme sosite în pliocen din Africa, pe o punte incompletă, constînd dintr-un șirag de insule).

Pentru Africa: stratul tritilodontidelor (avînd o vechime poate cretacică), al hiracoidelor (trădînd afinități sud-americane), al viveridelor (descendenții formelor pătrunse în oligocen și în miocenul inferior dinspre Eurasia) și al antilopelor (fauna de savană, pătrunsă în pliocen din Asia).

„Stratele " distinse de A r l d t în cadrul regiunilor orientală și holarctică sînt prea artificiale pentru a le mai aminti.

Este incontestabil că stratele din cele patru regiuni sudice au o realitate; este semnificativ că un zoogeograf recent ca D a r l i n g t o n, care tratează problemele cu totul altfel decît A r l d t, recunoaște în mod implicit aceste strate, făcînd, de exemplu, distincție netă între familiile autohtone de mamifere din America de Sud (corespunzînd stratului edentatelor) și cele pătrunse în pliocen din America de Nord (stratul felidelor).

O apreciere generală a operei lui A r l d t se impune. Este incontestabil că în lucrarea lui s-au strecurat multe greșeli, că în ediția din 1938 s-a ținut seama prea puțin de literatura științifică din cele trei decade anterioare, că includerea grupelor fosile (unele din ele foarte vechi) între cele actuale a dus mai mult la confuzii decît la clarificarea problemelor, că autorul a fost prea puțin familiarizat cu problemele particulare ale diverșilor taxoni tratați și îndeosebi că încadrarea formelor marine alături de cele terestre și dulcicole a fost cît se poate de nepotrivită. Dar nu este mai puțin adevărat că A r l d t a cuprins în cartea sa o cantitate de date biogeografice mai mare decît oricare alt autor de dinainte și de după el și a căutat, în parte chiar a reușit, să sintetizeze acest material într-un tot omogen. De aceea, numeroasele aprecieri critice la adresa lucrării sale, îndeosebi cea lui G. S. M y e r s (1953) :„cel mai tipic exemplu de modul în care biogeografia nu trebuie făcută" („the most ponderous existing example of the way biogeography should not be done"), sînt mult prea nedrepte. Principala deficiență a lui A r l d t este că a căutat să realizeze o operă ce depășea posibilitățile unui singur specialist. O lucrare colectivă, prin colaborarea unui mare număr de zoogeografi specialiști în diverse grupe de animale, care să prezinte, pe baza întregului material faunistic și zoogeografic existent (mult mai vast astăzi decît în 1938), o sinteză zoogeografică așa cum a încercat A r l d t, tratînd însă separat fauna terestră, cea dulcicolă și cea marină, ar fi o operă asupra utilității căreia n-ar încăpea discuții.

b. Elementele ihtiofaunei de apă dulce ale Europei. În 1960, P. B ă n ă r e s c u a stabilit mai multe elemente genetice în ihtiofauna de apă dulce a Europei (inclusiv ținuturile vest-asiatice legate zoogeografic de Europa), ținînd seama îndeosebi de originea

genurilor. El recunoaşte următoarele elemente : 1) holarctic (genuri despre care nu se poate preciza dacă provin din Eurasia sau din America de Nord) ; 2) nord-american (genuri ce arată legătura cu fauna nord-americană; două dintre acestea sînt europene, dar trădează legături vechi, probabil premiocene, cu fauna nord-americană; alte două genuri sînt holarctice, mai bine reprezentate actualmente în America, iar răspîndirea lor e recentă, probabil pliocenă) ; 3) est-asiatic (genuri de origine incontestabil est-asiatică, dar care conţin şi specii endemic-europene; unele dintre speciile incluse de autor în genul *Cobitis* trebuie separate într-un gen distinct, *Sabanejewia*, probabil format în Europa, dar din strămoşi est-asiatici); 4) vest-asiatic (speciile europene ale genurilor înglobate în acest element sînt îndeaproape înrudite cu cele vest-asiatice; genurile înseşi sînt mai bine reprezentate în fauna vest-asiatică şi înrudite cu o serie de genuri sud-asiatice) ; 5) euro-siberian (acestui element îi aparţin foarte multe genuri, dintre care majoritatea s-au format în Siberia, dar cîteva în părţile sudice ale Europei din strămoşi siberieni).

În unele cazuri, delimitarea acestor elemente este foarte relativă. De exemplu, dintre genurile înglobate în elementul holarctic, cele ce aparţin familiei *Cyprinidae* sînt probabil născute în Siberia şi s-ar putea ataşa elementului euro-siberian, iar dintre genurile înglobate în acest ultim element, cele ce aparţin ciprinidelor s-au format în Siberia (sau din strămoşi siberieni apropiaţi), pe cînd cele ce aparţin percidelor s-au format probabil în Europa şi trădează vechi legături cu fauna nord-americană.

Dar, cu toată relativitatea acestor elemente, este indiscutabil că distingerea lor serveşte la înţelegerea genezei ihtiofaunei europene.

c. **Complexele faunistice ale zoografilor sovietici.** Termenul de complex faunistic a fost introdus în 1938 de către B. K. Stegmann şi este folosit în mod curent de către zoogeografii sovietici, în mai mică măsură de cercetătorii din alte ţări. Problema definirii şi delimitării în mod practic a complexelor a fost tratată în primul rînd de G. V. Nikolski (1951, 1953). Conform definiţiei (G. V. Nikolski, 1951), un complex faunistic cuprinde „totalitatea speciilor legate prin comunitatea originii geografice, formate în aceeaşi zonă geografică, la ale cărei condiţii abiotice şi biotice speciile complexului sînt adaptate". Deci, spre deosebire de cele două noţiuni anterioare, noţiunea de complex are în vedere originea speciilor, plecîndu-se de la presupunerea că procesul de speciaţie ar avea loc în bloc, că la un moment dat toate speciile dintr-o anumită regiune s-ar modifica, dînd specii noi, adaptate la condiţiile regiunii respective şi avînd şi adaptări reciproce. Nikolski afirmă chiar (1951) că speciaţia s-ar face prin „salturi", cuprinzînd mase mari de indivizi pe un teritoriu vast, şi că ea ar fi legată de adaptarea la condiţii noi. Conform concepţiilor lui Stegmann, Nikolski etc. factorul ecologic ar fi foarte important în delimitarea complexelor faunistice, speciile aceluiaşi complex avînd o serie de trăsături biologice comune: preferinţe pentru aceeaşi temperatură, umiditate

(în cazul animalelor terestre), depunerea pontei pe acelaşi substrat (în cazul peştilor dulcicoli). Interdependenţele dintre speciile unui complex se manifestă prin aceea că ele alcătuiesc împreună o biocenoză bine echilibrată, în care pătrunderea unor specii din alte complexe ar produce dezechilibru; între speciile aceluiaşi complex faunistic concurenţa este redusă sau nulă, interadaptarea făcîndu-se în sensul că fiecare din ele ocupă altă nişă ecologică. Un complex faunistic este legat de o anumită zonă geografică şi climatică; de exemplu, în cadrul faunei terestre există complexe faunistice de pădure, de stepă, de munte etc. iar în cadrul celei de apă dulce complexe determinate climatic (arctic, boreal, tropical) şi totodată legate fie de ape de munte, fie de ape de şes.

Este incontestabil că unele din premisele pe care se bazează noţiunea de complex faunistic sînt eronate. De exemplu speciaţia are loc la nivelul populaţiei, nu pe spaţii foarte vaste şi în nici un caz nu se poate afirma că ea ar afecta concomitent majoritatea faunei unei regiuni; pe cît se ştie, fiecare specie nouă apare în urma unui complex de condiţii şi de factori proprii şi strict locali. Un argument împotriva absolutizării noţiunii de complex faunistic este faptul că, în cadrul teritoriilor, în general vaste, ocupate de asemenea complexe, se găsesc endemisme strict localizate. Unele din ele sînt paleoendemisme (de exemplu în apele noastre de munte (*Romanichthys valsanicola*), despre care s-ar putea presupune că sînt specii rămase din complexe faunistice vechi, care între timp au fost eliminate în cea mai mare parte. Sînt însă şi neoendemisme (*Leuciscus danilewskii*, în bazinul Donului, format probabil prin izolarea, pe o perioadă de timp, a unei colonii din specia euro-siberiană *L. leuciscus*) (fig. 17). Prin arealul său, *L. danilewskii* s-ar încadra în complexul ponto-caspic dulcicol al lui Nikolski, dar toate speciile acestui complex au o răspîndire mult mai largă. Unul dintre cele mai bine conturate complexe faunistice de apă dulce recunoscute de Nikolski este cel chinezesc de şes, constînd dintr-un mare număr de specii proprii rîurilor de şes şi apelor stagnante ale Asiei estice. Multe dintre speciile acestui complex au o largă răspîndire, din bazinul Amurului pînă în sudul R. P. Chineze sau chiar pînă în R. D. Vietnam; dar, alături de acestea şi în condiţii similare de habitat, respectiv avînd aceleaşi caracteristice biologice, se întîlnesc încă multe alte specii, al căror areal cuprinde numai o mică parte a Asiei estice (cursul inferior al fluviului Huanhe, cel superior al Iantzîţzianului etc.). Remarcăm că aceste specii cu areale reduse sînt împrăştiate în toată Asia estică, nefiind grupate într-o regiune anume, pe care să o considerăm ca reprezentînd nucleul complexului faunistic respectiv.

Încercarea de a delimita pe hartă regiunile în care s-au diferenţiat diversele complexe faunistice ne arată o suprapunere, uneori aproape totală, a acestor complexe. Astfel, G. V. Nikolski grupează speciile de peşti cu răspîndire discontinuă, europeană şi est-asiatică, în complexul terţiar de şes, a cărui patrie a fost, evident, Siberia (incluzînd eventual şi bazinul Amurului). Dar tot Siberia a fost patria complexului boreal de şes (specii euriterme cu răspîndire euro-siberiană), iar bazinul Amuru-

lui se încadrează în arealul complexului chinezesc de şes. Nikolski distinge şi un complex ponto-caspic dulcicol, care cuprinde speciile de peşti cu răspîndire europeană, avînd maximul de concentraţie în nordul bazinului ponto-caspic. Dar multe din aceste specii s-au găsit în stare fosilă în pliocenul superior al Siberiei, deci patria lor coincide cu cea a complexului boreal de şes şi în parte cu aceea a celui terţiar. De aceea, P. Bănărescu (1962) reuneşte aceste trei complexe sub numele de complex euro-siberian, distingînd în cadrul lui un grup euribiont (specii care au rezistat înrăutăţirii cuaternare a climatului, supravieţuind în Siberia) şi un grup termofil (care în cuaternar a dispărut în Siberia, supravieţuind în Europa, parţial şi în bazinul Amurului sau în restul Asiei estice).

În schimb, alte complexe faunistice distinse de Nikolski sînt foarte precis delimitate, de exemplu cel montan-asiatic (conţinînd specii de peşti din fluviile şi lacurile situate în munţii şi platourile înalte ale Asiei Centrale, din Tibet pînă în Afganistan; însă, ca şi în cazul complexului chinezesc de şes, unele din speciile complexului sînt răspîndite pe întreg spaţiul montan-asiatic, altele sînt localizate într-o parte a lui). Alt complex bine delimitat este cel ponto-caspic salmastricol, care constă din animale aparţinînd la diverse grupe, nu numai peşti de origine marină, care s-au format şi au evoluat în Marea Ponţiană şi trăiesc actualmente în Marea Caspică şi în limanurile din nordul Mării Negre. În ambele cazuri este vorba de grupări mari de specii care au trăit o lungă perioadă de timp în relativă izolare şi care sînt adaptate la condiţii ecologice particulare, trăind în habitaturi destul de diferite de ale altor grupări de specii. Dar chiar în cadrul acestor două complexe faunistice bine conturate există specii al căror areal cuprinde numai o parte din arealul general al complexului, iar în cadrul complexului ponto-caspic salmastricol, a cărui origine este marină, se constată o pătrundere a unor forme de origine dulcicolă (în primul rînd gasteropode din genurile *Theodoxus* şi *Fagotia*, apoi peşti din genurile *Rutilus*, *Chalcalburnus* şi îndeosebi *Pecarina*, care, deşi aparţine unei familii primar-dulcicole, a devenit pur salmastricolă). Aceste specii de origine dulcicolă se încadrează perfect în biocenozele formate din reprezentanţii complexului.

O caracteristică comună a „stratelor" lui Arldt şi a complexelor faunistice este că ambele categorii sînt bine delimitate în regiunile care au fost bine izolate pentru lungi perioade de timp şi, din contră, se întrepătrund în regiunile care au suferit influenţe zoogeografice diferite şi repetate.

d. **Elementele faunistice ale lui G. de Lattin.** Analizînd arealele unui mare număr de animale din zonele de pădure şi din cele eremice ale regiunii holarctice, G. de Lattin (1956, 1967) constată că ele se grupează în jurul unor nuclee. Speciile cu areal mic (în genere cele stenotope) trăiesc numai în imediata vecinătate a acestui nucleu, dar, pe măsură ce ne depărtăm, numărul speciilor scade. Arealele tuturor speciilor respective au aproximativ centrul în nucleu, dînd impresia că

toate s-au răspîndit din acest nucleu în diverse direcţii şi au ajuns cu atît mai departe cu cît sînt mai euritope. Pe cînd la periferie limitele arealelor se întretaie foarte neregulat, nucleul central este aproximativ acelaşi. De L a t t i n consideră nucleul caracteristica principală a *elementelor faunistice*. Sub acest nume el înţelege toate speciile ale căror areale cuprind acelaşi centru; ansamblul elementelor faunistice avînd acelaşi centru formează un cerc faunistic („Faunenkreis"). Există şi specii cu areal vast, în interiorul acestuia fiind incluse două sau mai multe nuclee; G. de L a t t i n le numeşte specii cu areal policentric, remarcînd că multe dintre ele sînt politipice, iar arealul fiecărei subspecii este monocentric, grupat în jurul unui singur nucleu central.

Nucleul central reprezintă deci un centru de răspîndire a speciilor fiecărui cerc de elemente faunistice.

Important este că elementele unui cerc faunistic au unele trăsături ecologice comune: există centre de răspîndire diferite pentru fauna arboreală [21] (de păduri, pajişti etc.), pentru cea eremială (fauna din deşerturi şi stepe uscate) şi pentru cea oreotundrală (fauna de tundră şi de munţi înalţi).

Concluziile lui G. de L a t t i n se bazează pe analiza arealelor unui foarte mare număr de specii de animale din regiunea holarctică (dintre lepidoptere, în care el era specialist, şi dintre coleoptere, păsări, mamifere, amfibieni ş. a.).

Centrele de răspîndire recunoscute de G. de L a t t i n sînt foarte inegale ca întindere. Astfel, centrul arboreal mediteranean se întinde din Maroc şi Portugalia pînă pe coastele sudice ale Anatoliei şi în Liban; în schimb, centrul caspic (mai corectă ar fi fost denumirea de centru caucazian) cuprinde numai Munţii Caucaz cu versanţii lor, iar unele centre nord-americane sînt încă şi mai mici.

G. de L a t t i n recunoaşte în total 15 centre ale faunei arboreale în Eurasia [22] şi 10 în America de Nord, apoi 8 centre de faună eremială în Eurasia (inclusiv Africa de nord) şi 6 în America de Nord (fig. 26). Pentru centrul mediteranean, el distinge (1967) o serie de subcentre (atlanto-mediteranean, adriato-mediteranean, mauritanic, tirenian, pontomediteranean), iar pentru cel manciurian trei subcentre (între care cel usuric).

Există o mare asemănare între complexele faunistice ale lui S t e g m a n n, N i k o l s k i etc. şi cercurile faunistice ale lui G. de L a t t i n. Ambele noţiuni se bazează pe specii (spre deosebire de stratele lui A r l d t şi elementele lui B ă n ă r e s c u, care se bazează pe taxoni supraspecifici) şi ambele pun accent nu numai pe areal, ci şi pe particularităţile ecologice,

---

[21] Termenul de arboreal, care nu trebuie confundat cu arboricol, indică plante sau animale ce trăiesc în păduri — indiferent dacă în parter, pe copaci etc. — sau în biotopuri asemănătoare.

[22] Între care un centru în sud-vestul Peninsulei Arabice, corespunzînd aproximativ munţilor din Hedjaz (Arabia Saudită) şi R. A. Yemen, care e figurat pe harta din lucrarea sa din 1956, dar nu este menţionat pe lista centrelor din aceeaşi lucrare şi nu mai este amintit în lucrarea din 1967.

grupînd împreună specii care în mod curent trăiesc în aceleaşi biocenoze şi între care s-au creat interadaptări. Ambele noţiuni se bazează pe faptul incontestabil că pe teritorii şi acvatorii întinse, în care condiţiile climatice nu diferă prea mult, trăieşte aceeaşi faună; la limita dintre asemenea teritorii, cele două faune se întrepătrund. Dar, în cadrul acestor teritorii vaste, există nenumărate particularităţi locale ale faunei. În primul rînd, se întîlnesc numeroase endemisme strict localizate, mai mult între nevertebrate decît între vertebrate, mai multe la tropice decît în zona temperată, mai multe la munte decît la şes. G. de Lattin a distins de aceea, în cadrul centrelor mai mari (mediteranean şi manciurian), cîteva subcentre. Însă arealul multora dintre aceste endemisme este mult mai mic şi decît aceste subcentre (îndeosebi pentru speciile cavernicole şi torenticole). De exemplu subcentrul ponto-mediteranean cuprinde întreaga Peninsulă Balcanică şi vestul Asiei Mici pînă în Liban; or, se cunosc destule specii de animale, şi nu numai dintre cele cavernicole, torenticole şi de munţi înalţi, ale căror areale nu acoperă decît o foarte mică parte a acestui subcentru (am arătat acelaşi fenomen în cazul complexelor faunistice, exemplificînd cu *Leuciscus danilewskii* şi *Romanichthys valsanicola*).

Noţiunea de complex faunistic a fost concepută presupunînd de la început să speciile unui complex s-au născut în aceeaşi regiune, deşi în unele cazuri este evident că speciile complexului nu trăiesc actualmente în zona lor de formare (cazul speciilor central-europene de peşti, încadrate de Nikolski în complexul ponto-caspic dulcicol şi care s-au format în Siberia); în asemenea cazuri putem spune că întreg complexul s-a mutat. Din contră, G. de Lattin arată, insistînd chiar, că centrele de răspîndire a elementelor faunistice aparţinînd aceluiaşi cerc corespund refugiilor glaciale ale faunei. Nu este vorba deci de zone de formare a speciilor, ci de zone în care au supravieţuit în pleistocen specii de origine adesea destul de diferită şi care în postglacial şi-au extins arealul; sînt deci centre secundare de răspîndire. De aceea, centrele respective nu înglobează în nici un caz ţinuturi nordice, care au fost acoperite de gheţuri sau măcar au avut un climat aspru periglacial. Se consideră că întreaga faună actuală a zonelor situate în afara refugiilor glaciale are o vechime postglacială, provenind din refugii. Apriori aceasta ar însemna că specii endemice nu pot exista decît în refugiile glaciale. Aici iarăşi trebuie să facem o rezervă. România, de exemplu, nu a făcut parte din refugiul glacial mediteranean. Fără a vorbi de speciile acvatice, pentru care tocmai bazinul Dunării inferioare a reprezentat principalul refugiu glacial (A. Thienemann, 1950; P. Bănărescu, 1960, 1965) şi care ar trebui grupate în cu totul alte cercuri de elemente faunistice decît speciile terestre, de speciile cavernicole şi de o serie de endemisme dintre insecte (dintre care multe vor fi trăind şi în Balcani), la noi trăieşte tritonul carpatic (*Triturus montandoni*), al cărui areal se întinde în Carpaţii nordici, din Tatra pînă în valea Dîmboviţei. Neavînd nici o rudă apropiată în Caucaz şi R. A. Siria, nu poate

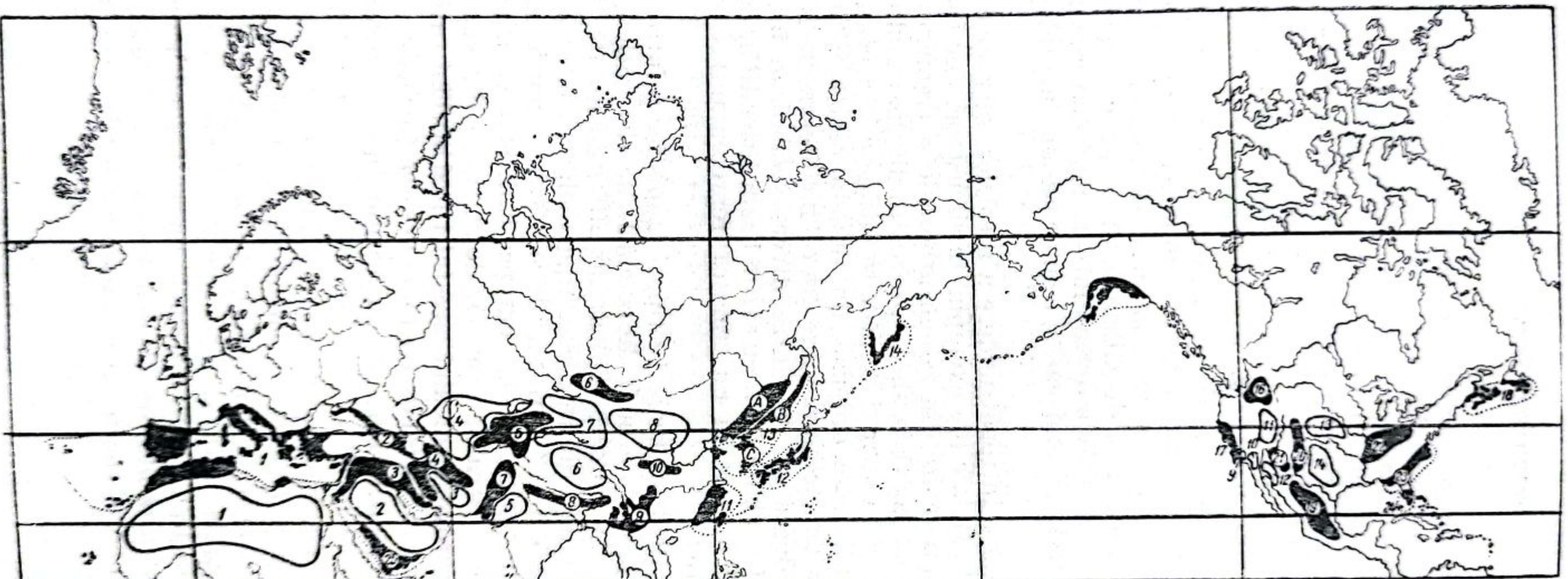


Fig. 26. — Centrele de răspîndire a elementelor faunistice, respectiv refugiile glaciale ale faunei arboreale şi eremiale din regiunea holarctică. Negru = centrele arboreale; *1*, mediteranean; *2*, caspic (caucazian); *3*, sirian; *4*, iranian; *5*, turkestanic; *6*, mongol; *7*, sindic; *8*, nepalic; *9*, yunanian; *10*, sino-tibetan; *11*, sino-pacific; *12*, japonez; *13*, manciurian (cu 3 subcentre, între care cel usuric); *14*, kamciatkan; *15*, alaskan; *16*, oregonian; *17*, californian; *18*, laurenţian; *19*, mexican; *20*, coloradian; *21*, arizonian; *22*, algonkin; *23*, virginian; *24*, floridan; *25*, yemenit. Alb = centrele eremiale; *1*, afro-eremic; *2*, siro-eremic (arab); *3*, irano-eremic; *4*, turano-eremic; *5*, sindo-eremic; *6*, tibeto-eremic; *7*, mongolo-eremic; *8*, chino-eremic; *9*, californo-eremic; *10*, mohavo-eremic; *11*, salso-eremic; *12*, gilo-eremic; *13*, kanso-eremic; *14*, texano-eremic (după G. de Lattin, 1956, 1967).

fi socotit ca specie provenită din refugiul caspic (caucazian) sau cel sirian şi nici ca un neoendemism postglacial, evoluat din vreo specie provenită dintr-unul din aceste două refugii, iar lipsa speciei în Carpaţii Meridionali arată că nu provine nici din refugiul mediteranean. *Tr. montandoni* este deci la noi un element preglacial (rezistent glacial după B. Stugren 1957), ceea ce constituie o dovadă că nu întreaga faună terestră a ţării noastre este postglacială şi că nu toate speciile europene se încadrează între elementele lui G. de Lattin.

Elementele stabilite de către G. de Lattin, sînt, cu toate excepţiile pomenite, mai bine conturate decît complexele faunistice ale lui Stegmann şi Nikolski şi este natural să fie aşa, deoarece răspîndirea în decurs de cîteva zeci de milenii a unor faune concentrate în cîteva teritorii destul de restrînse a decurs într-un mod mai uniform decît formarea treptată, pe teritorii mai vaste, a unor ansambluri integrate de specii.

Adesea se constată o întrepătrundere a arealelor unor specii provenite din diverse refugii glaciale (de exemplu în silvostepe, unde se întîmplă să coexiste specii provenite din refugii arboreale şi eremiale, apoi în zone de păduri, unde pot coexista specii provenite din mai multe refugii arboreale); dintre speciile noastre de reptile se întîlnesc în aceeaşi pădure *Lacerta praticola* şi *L. trilineata*, originare din refugiul caspic, împreună cu *L. viridis* şi *Ablepharus kitaibeli*, originare din cel mediteranean. Dar întrepătrunderi şi mai evidente au loc între diverse complexe faunistice; după cum a constatat şi Nikolski, nu există bazin fluviatil în U.R.S.S., cu excepţia Tarîmului, în care să nu trăiască reprezentanţi a cel puţin 3—4 complexe faunistice.

K. H. Voos (1963) distinge 19 tipuri faunistice printre păsările holarctice, care diferă destul de mult de cercurile de elemente faunistice ale lui G. de Lattin nu numai fiindcă sînt altfel delimitate, dar mai ales pentru că arealele unora dintre aceste tipuri cuprind în întregime pe cele ale altora. De pildă Voos distinge, între altele, tipurile sarmatic, mediteranean, european, turkestanic, europeo-turkestanic, siberian şi palearctic; se vede bine că arealele primelor două tipuri sînt complet incluse în cel al tipului european, arealul acestui tip şi al celui turkestanic în arealul tipului europeo-turkestanic, iar toate acestea (inclusiv altele, ca cel tibetan, cel chinezo-manciurian etc.) în arealul tipului palearctic. În fond, tipurile faunistice ale lui Voos nu sînt decît categorii zoogeografice brute, delimitate pe baza răspîndirii actuale, şi nu a originii, aşa cum se procedează în orice primă etapă a unei analize zoogeografice. Trebuie avut în vedere şi faptul că păsările se deplasează cu mai multă uşurinţă decît multe alte grupe de animale, deci arealele speciilor sînt mai largi, iar dependenţa de condiţiile mediului este mai puţin marcată decît la animalele poikiloterme, astfel încît la multe din ele este mai greu de folosit criteriul ecologic pentru a atribui o specie unui anumit complex sau cerc de elemente faunistice.

Din trecerea în revistă a celor patru categorii de elemente faunistice folosite de diferiţi autori reiese neechivalenţa lor. Aceasta nu înseamnă însă că unul singur dintre autori a avut dreptate şi că trebuie adoptate exclusiv criteriile lui. Fiecare dintre ei a urmărit alt scop: Arldt, originea taxonilor superiori (îndeosebi a familiilor) în marile regiuni zoogeografice; Bănărescu, originea genurilor şi direcţiile din care acestea au pătruns în Europa; Stegmann, Nikolski şi de Lattin, originea speciilor, ultimul autor şi răspîndirea lor postglacială. Criteriile filogenetic şi paleontologic apar îndeosebi la primii autori, criteriul ecologic şi cel al fluctuaţiilor pleistocene ale arealului la ultimii.

Din datele autorilor care s-au ocupat de originea şi răspîndirea speciilor (poate şi mai clar la Voos), rezultă că există grupe de specii (care pot forma complexe sau cercuri de elemente faunistice) cu o răspîndire limitată şi altele cu o răspîndire mai largă, arealele acestora înglobînd pe cele ale mai multor grupe din prima categorie. Este în fond bine cunoscut faptul că mărimea arealelor speciilor diferă foarte mult. Privind aspectul evolutiv al problemei, speciile cu areal vast au avut şi ele cîndva un centru limitat de formare, dar acesta cu greu poate fi stabilit; speciile respective, graţie marilor lor posibilităţi de răspîndire şi unui grad accentuat de euritopie, se încadrează în diferite faune locale; totodată, schimbul de gene între populaţii împiedică scindarea acestor specii.

Complexele faunistice sau cercurile de elemente faunistice (în sensul lui G. de Lattin) au fost delimitate în primul rînd sau exclusiv în regiunea holarctică, a cărei faună este mult mai bine studiată. Este însă regretabil faptul că tocmai în această regiune arealele au fost profund afectate de oscilaţiile climatice cuaternare, situaţia actuală fiind mai degrabă rezultatul repopulării postglaciale a regiunii decît al evoluţiei normale a proceselor de speciaţie, aşa cum vor fi decurs ele în cenozoic. Ar fi de aceea cît se poate de util de a stabili, pe baza aceloraşi criterii, complexe sau cercuri de elemente faunistice în regiuni neafectate de glaciaţie, spre a reconstitui mecanismul normal al evoluţiei unei faune.

PROBLEME ALE RAIONĂRII ZOOGEOGRAFICE

UNITĂŢI ZOOGEOGRAFICE REGIONALE ŞI FAUNE

Ca orice ştiinţă geografică, zoogeografia implică şi delimitarea unor unităţi teritoriale de rang diferit, care să corespundă răspîndirii animalelor. După cum s-a arătat în capitolul I, această raionare este una dintre sarcinile zoogeografiei sintetice. Clasicii zoogeografiei — L. Schmarda (1853), P. L. Sclater (1858, 1874, 1875), A. R. Wallace (1876) — au stabilit regiuni şi provincii zoogeografice delimitate prin granițe precise. Unii dintre urmaşii lor au împins mai departe această împărţire. În lucrările generale de zoogeografie, care tratează fauna întregului glob pe

baza mai multor clase de animale, nu se merge în genere la unităţi mai mici decît provincia. Aceasta se face însă în lucrări speciale, cum sînt cele ale lui L. S. Berg (1932, 1948–1949) şi P. Bănărescu (1960) asupra peştilor dulcicoli, ale lui V. I. Jadin (1952) asupra moluştelor de apă dulce din U. R. S. S., ale lui W. F. Blair (1950, citat de Cl. Hubbs, 1957) asupra faunei terestre a Texasului etc. Ultimul autor distinge numai în cadrul statului Texas şase districte biogeografice (care depăşesc în oarecare măsură statul). Împărţiri tot atît de amănunţite, cu limite riguroase, recunosc şi fitogeografii, însă, după cum am mai amintit, în fitogeografie raionarea se face şi pe baza asociaţiilor vegetale (a fitogenozelor), nu numai a speciilor şi taxonilor supraspecifici.

Nu există un acord unanim asupra unităţilor regionale zoogeografice, îndeosebi asupra acelora mai mici decît provincia. Terminologia pe care o considerăm cea mai indicată este cea a lui L. S. Berg, care adoptă următoarea ierarhie : regiune, provincie, district, circumscripţie („Bezirk"); între aceste unităţi fundamentale se intercalează altele secundare : subregiune, secţiune, subprovincie etc., iar deasupra regiunilor supraregiunea.

Diferiţi autori folosesc acelaşi termen pentru unităţi zoogeografice de rang diferit. De exemplu provincia desemnează în mod curent teritorii cum ar fi Europa centrală (respectiv zona de păduri de foioase a Europei), ţinuturile din jurul Mării Mediterane (provincia mediteraneană sau circum-mediteraneană), bazinul ponto-caspic (provincia ponto-caspo-aralică de apă dulce a lui Berg, adoptată şi de Jadin) etc.; în schimb, alţi autori folosesc acelaşi termen pentru unităţi de rang mult mai mic, corespunzînd unui district sau chiar circumscripţiei; aşa este, de exemplu, provincia dacică, delimitată de Al. Grossu (1939) pe baza răspîndirii moluştelor terestre şi dulcicole.

În delimitarea zoogeografică se ţine seama de taxoni de diverse ranguri. Astfel, regiunile se delimitează în primul rînd pe baza răspîndirii familiilor (îndeosebi pentru mamifere, peşti dulcicoli şi păsări; la primele două grupe se iau în considerare şi ordinele şi subordinele) şi subfamiliilor, subregiunile şi provinciile pe baza genurilor, iar unităţile mai mici îndeosebi pe baza speciilor. Răspîndirea taxonilor subspecifici este prea puţin utilizată în zoogeografia regională.

Faptul însă că aproape nu există două specii sau taxoni superiori care să aibă exact acelaşi areal (cu excepţia endemismelor lacustre, insulare şi cavernicole), că între faunele vecine are loc o întrepătrundere pronunţată, că speciile aparţinînd aceluiaşi complex sau cerc de elemente faunistice ajung la distanţe foarte diferite de nucleul cercului respectiv şi că, în consecinţă, în aceeaşi zonă geografică pătrund elemente faunistice foarte diferite fac ca delimitarea regiunilor zoogeografice şi îndeosebi a subunităţilor acestora să fie cît se poate de neprecisă. Limite zoogeografice categorice sînt doar cele care coincid cu bariere foarte puternice şi vechi : sudul Oceanului Atlantic, Oceanul Pacific (afară de zona sa nordică), Oceanul Indian sau, pentru faunele marine litorale, America Centrală, Africa şi îndeosebi zona abisală din estul Pacificului („die ost-pazifische

Sperre", S v. E k m a n, 1934, 1935). Singura limită zoogeografică foarte netă care nu corespunde unei asemenea bariere este linia lui Wallace, ce desparte Indonezia vestică (insulele Java, Bali, Kalimantan) de cea estică (Sulawesi, Lombok etc.).

Neprecizia şi deci caracterul artificial al limitelor dintre regiunile şi provinciile zoogeografilor, precum şi exagerările autorilor care trasau aceste limite cît mai rigid au dus la o firească reacţie, la negarea aproape totală nu numai a posibilităţii de a trasa limite precise, dar şi a utilităţii acestor limite şi chiar a utilităţii raionării zoogeografice [23]. Numeroşi zoogeografi de valoare studiază şi interpretează răspîndirea taxonilor mari, a faunelor (respectiv a complexelor sau cercurilor de elemente faunistice), arată valoarea unor bariere trecute sau prezente, dar nu găsesc necesar să delimiteze ori să denumească regiuni sau provincii; ei folosesc termenii de zoogeografie regională mai mult sub forma adjectivală, fiind termeni practici şi concişi, preferabili unor parafraze sau unor termeni compuşi, de exemplu holartic pentru un taxon răspîndit în Eurasia temperată şi America de Nord, etiopian pentru unul răspîndit în Africa, la sud de Sahara (în schimb, ei nu folosesc termeni ca regiunea holarctică, regiunea etiopiană etc.). Un asemenea punct de vedere exprimă în mod foarte categoric R. J e a n n e l (1942), care urmăreşte răspîndirea pe glob, în timp şi spaţiu, a numeroşi taxoni superiori de insecte şi chiar a unor întregi ansambluri regionale de faune entomologice, dar nu delimitează nicăieri regiuni, provincii etc. El foloseşte doar în două locuri termenul de regiune, dar în mod neutru : o dată pentru regiunea holarctică, a doua oară pentru cea mediteraneană, care este o subdiviziune (provincie sau subregiune) a celei dintîi.

S v. E k m a n (1935), care în fond este un „regionalist" (el a încercat ulterior (1940) să stabilească o metodă statistică în zoogeografia regională, care să permită tocmai trasarea de limite precise), renunţă şi el la termenii de regiune, provincie etc., vorbind exclusiv despre faune. Cum însă în cadrul fiecărei faune mari el distinge subdiviziuni de diferite ranguri şi riguros ierarhizate, trasînd limite destul de precise între acestea, faunele respective nu sînt în fond decît tot unităţi regionale, bine delimitate.

Teoreticianul curentului antiregionalist în zoogeografie a fost E. R. D u n n (1922), după părerea căruia „regiunile zoogeografice nu sînt altceva decît marile mase continentale pe care sînt trasate linii corespunzînd barierelor fiziografice. Există o mare deosebire filozofică între termeni cum ar fi fauna holarctică şi regiunea holarctică. În primul caz este vorba de materiale zoologice în termeni zoologici, în al doilea de materiale geografice în termeni mitologici". Afirmaţia sa este evident exagerată, iar critica este valabilă nu atît pentru principiul însuşi al raionării zoogeografice, cît pentru modul cum unii autori trasează limitele zoogeografice după criterii mai mult climatice decît faunistice.

[23] Tendinţa de a trasa limite rigide reprezintă *curentul static* sau *regionalist* în zoogeografia sintetică; lui i se opune *curentul dinamic* sau *genetic*, care urmăreşte gruparea alături a taxonilor avînd aceeaşi origine şi a căror evoluţie istorică a decurs paralel.

Conform curentului antiregionalist, sarcina zoogeografiei istorice este de a stabili originea şi răspîndirea taxonilor de diferite ranguri şi de a grupa taxonii a căror răspîndire în timp şi spaţiu a fost asemănătoare în elemente de diferite ranguri (strate, complexe faunistice etc.). Se stabilesc astfel centrele de răspîndire a diverselor complexe sau cercuri de elemente faunistice, iar faptul că în anumite zone coexistă specii aparţinînd mai multor complexe nu implică necesitatea de a atribui ţinutul respectiv unei anumite provincii (în funcţie de complexul dominant), nici de a trasa limite faunistice, nici măcar de a preciza proporţia elementelor faunistice în fauna diverselor localităţi.

Dintre partizanii curentului faunistic antiregionalist, G. V. Nikolski (1951) consideră că principala (şi pentru moment unica) menire a zoogeografiei istorice şi regionale este stabilirea complexelor faunistice şi a istoriei lor. Împărţirea zoogeografică regională a globului, realizabilă în viitor, nu se va putea face decît pe baza proporţiei în care participă reprezentanţi ai diverselor complexe faunistice în faunele locale; dar proporţia ar urma să se stabilească nu după numărul de specii, ci după biomasă (în calculul biomasei intervenind atît frecvenţa indivizilor, cît şi greutatea lor).

G. de Lattin (1967) recunoaşte drept naturală existenţa marilor regiuni zoogeografice ale faunei terestre şi dulcicole, delimitate pe baza familiilor şi taxonilor superiori, şi împarte cîteva dintre acestea în subregiuni [24]. El nu consideră însă justificată o subîmpărţire a acestora, înlocuind această subdiviziune cu delimitarea cercurilor de elemente faunistice şi a centrelor de răspîndire a acestora în cadrul marilor regiuni.

Reprezentarea cartografică sintetică a rezultatelor analizei elementelor faunistice se face în două moduri : 1) reprezentînd prin sectoare de cerc procentajul elementelor faunistice în diferite localităţi sau porţiuni limitate ale unui teritoriu vast (fig. 27) ; 2) trasînd pe hartă isoporiile — liniile ce unesc toate punctele în care se întîlneşte acelaşi număr de elemente ale unui cerc faunistic (fig. 28) ; din această reprezentare reiese clar scăderea numărului elementelor faunistice în anumite direcţii.

Ambele moduri de reprezentare cartografică sînt extrem de sugestive ; ele spun mult mai mult decît limitele rigide dintre provincii, districte etc.

CRITERII ÎN RAIONAREA ZOOGEOGRAFICĂ

Din cele arătate mai sus rezultă că stabilirea elementelor faunistice de diverse ranguri, a limitelor atinse de arealele acestora şi a centrelor lor de răspîndire este mult mai semnificativă decît trasarea de limite între

---

[24] Subregiunile menţionate — madagască, neozeelandeză, polineziană — sînt în fond regiuni distincte ; în capitolul referitor la regiunile zoogeografice, G. de Lattin împarte regiunea holarctică în subregiunile palearctică şi nearctică ; în schimb, în capitolul asupra elementelor faunistice, el neagă implicit aceste subregiuni, recunoscînd centre faunistice distincte pentru arboreal, ermial şi oreotundral, dintre care unele palearctice, altele nearctice.

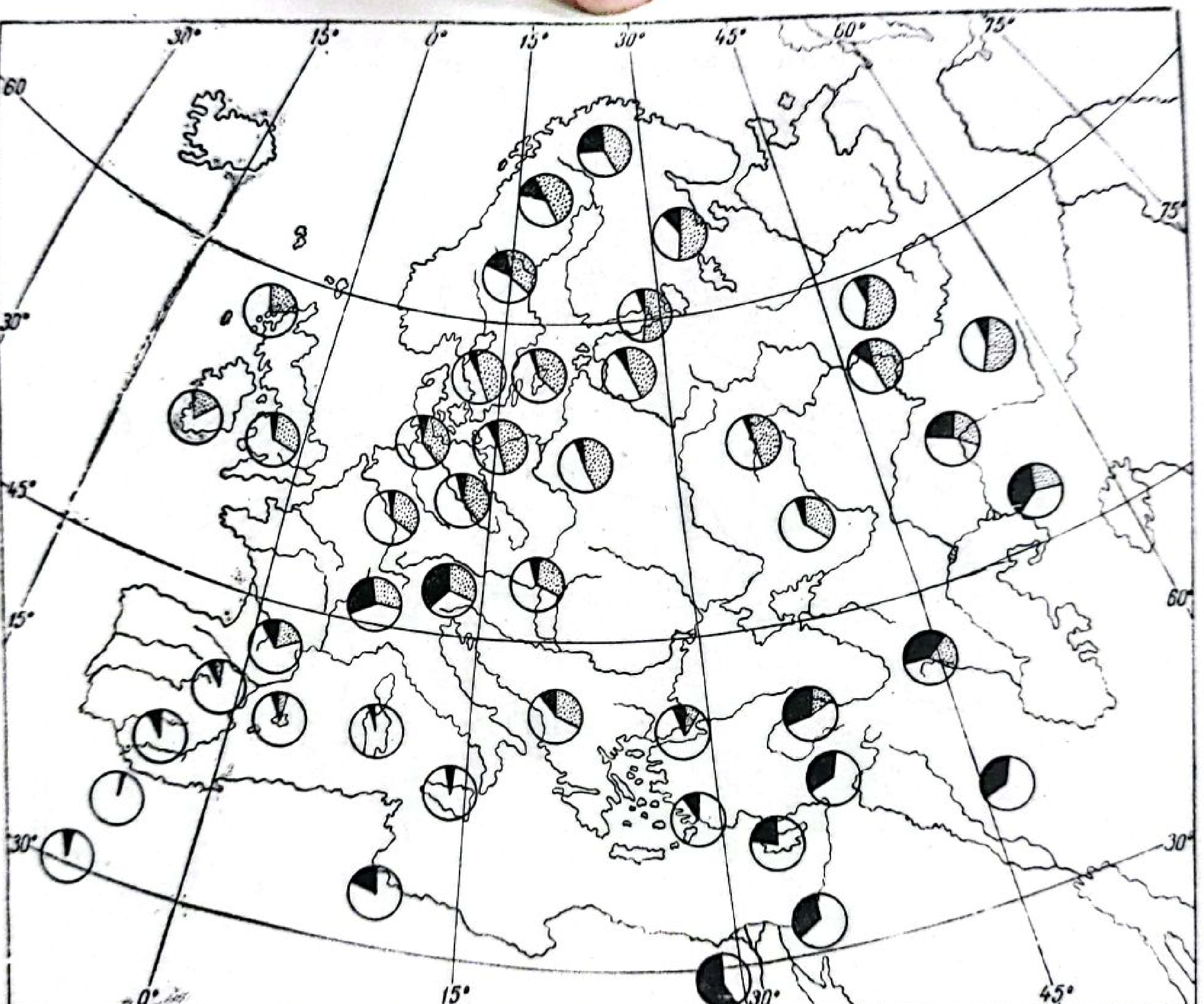


Fig. 27. — Procentajul elementelor faunistice în fauna de lepidoptere ropalocere în diverse localități ale Europei. Alb = elemente mediteraneene; punctat = elemente siberiene; negru = celelalte elemente la un loc (după G. de L a t t i n, 1967).

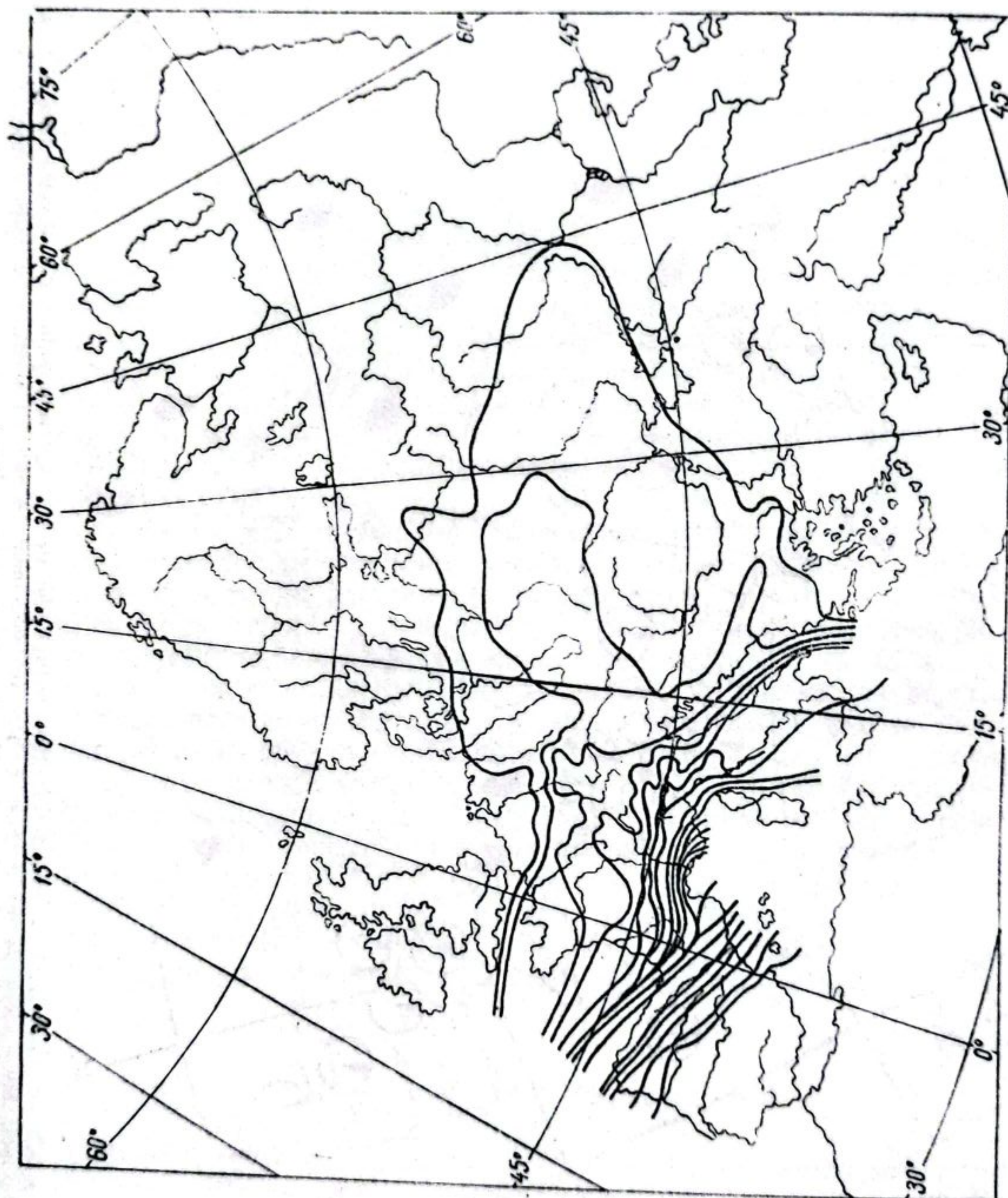


Fig. 28.—Isoporiile pentru lepidopterele ropalocere atlanto-mediteraneene (după G. de L a t t i n, 1967).

regiuni, provincii și districte zoogeografice. Dar și trasarea acestor limite își are importanța sa, cel puțin sub aspect didactic, și poate fi făcută după criterii juste sau greșite.

Limitele unităților zoogeografice regionale trebuie, în primul rînd, să corespundă unor granițe faunistice reale. Din păcate, mulți zoogeografi nu au înțeles aceasta și au trasat limitele astfel, încît ele să coincidă cu granițe climatice, cu bariere muntoase, cu fluvii etc. sau chiar cu limite politice. Acest punct de vedere eronat apriori a justificat în parte afirmația lui D u n n, amintită anterior. Este o realitate că adesea limitele faunistice corespund anumitor limite între zone climatice; dar zoogeograful nu trebuie să caute de la început să stabilească această concordanță, ci să fixeze limitele zoogeografice pe baze pur zoologice, urmînd ca ulterior să se constate în ce măsură ele coincid cu anumite limite climatice.

Una dintre cele mai greșite granițe zoogeografice trasate de autorii vechi (P. L. S c l a t e r, A. R. W a l l a c e) este, după cum a arătat S v. E k m a n (1940), cea dintre provincia europeană și cea siberiană pe Munții Ural, așa încît să corespundă limitei geografice dintre Europa și Asia, în ciuda marilor asemănări care există atît între fauna de pădure a Europei și Siberiei, cît și între cele de stepă ale ambelor și totodată în ciuda marilor deosebiri între faunele de pădure și cele de stepă ale ambelor continente. În cazul de față, în loc de o graniță pe direcția N—S între Europa și Asia, trebuia trasată una pe direcția V—E, între fauna de pădure și cea de stepă.

După cum a arătat E k m a n, greșeala autorilor amintiți nu a fost că ei nu și-ar fi dat seama că granițele trasate nu corespund unor adevărate limite faunistice [25], ci că de la început nu și-au pus problema de a trasa granițe cu adevărat faunistice, preferînd pe acelea care să coincidă cu granițe geografice. Foarte greșit a fost și principiul ca unitățile regionale de același rang să aibă suprafețe oarecum egale sau să conțină un număr aproximativ egal de taxoni endemici. Extragerea extremă în această privință o face F r. D a h l (1921—1922) într-o carte de altfel excelentă în ceea ce privește problemele de orientare ecologică în zoogeografie. D a h l înglobează Australia, a cărei faună de mamifere este atît de aparte, împreună cu regiunea orientală într-o așa-zisă regiune indo-australiană, numai pentru ca numărul total de familii endemice de mamifere (11 : 3 orientale și 8 australiene) să corespundă oarecum cu cel al familiilor endemice de mamifere din celelalte regiuni (7 în cea arctogeică sau holarctică, 14 în cea etiopiană, 14 în cea neotropicală). Faptul că nici una din cele 11 familii nu trăiește în același timp în Australia și în regiunea orientală, că familiile australiene aparțin altor subclase, că în regiunea orientală trăiesc atîtea alte familii comune cu una sau toate celelalte trei regiuni, dar lipsesc în Australia nu a fost luat în considerație; totul era să iasă un anumit număr de familii endemice. În fond, același criteriu îl folosesc și mulți alți zoogeografi (și dintre cei mai buni !), care atașează insula Madagascar la regiunea

[25] A. R. W a l l a c e arată, de exemplu, că provinciei europene nu îi corespunde arealul nici unui gen de mamifer sau pasăre (toate aceste genuri trăind și în Siberia, Asia Mică etc.), și foarte puține areale de specii.

etiopiană, Noua Zeelandă, Polinezia şi arhipelagul Hawaii la cea australiană, considerînd că aceste patru ţinuturi sînt prea mici sau că fauna lor conţine prea puţini taxoni superiori (îndeosebi endemici) spre a le considera regiuni zoogeografice independente, atribuindu-le regiunii celei mai apropiate.

Ca particularităţi zoogeografice importante, care să justifice recunoaşterea unui teritoriu drept regiune sau provincie zoogeografică aparte, se iau în considerare în primul rînd cele pozitive — prezenţa anumitor taxoni. Dar criteriile negative — lipsa altor taxoni — pot fi tot atît de semnificative, fie că este o lipsă primară (lipsa placentarelor nezburătoare, afară de muride, în Australia, a mamiferelor terestre în Noua Zeelandă şi Hawaii, a ostariofizilor primar—dulcicoli în Australia şi Madagascar, a şopîrlelor agamide în America de Sud şi Madagascar), fie o lipsă secundară datorată dispariţiei ulterioare (lipsa marsupialelor în Eurasia, a iguanidelor şi parastacidelor în Africa etc.).

Criteriile pe baza cărora se pot trasa graniţe între unităţile zoogeografice regionale pot fi de două feluri : istorice şi statistice.

Criteriul istoric a fost folosit în zoogeografia regională de W. Reinig (1937), care, pe baza răspîndirii postglaciale a faunei, a împărţit regiunea holarctică în provincii care cuprind fiecare un refugiu glacial şi teritoriul populat postglacial de faună provenită din refugiul respectiv (teritoriul de invadare postglacială : „postglaziales Invasionsgebiet"). Pe baza acestui criteriu, refugiul circummediteranean este unit cu zona de păduri de foioase a Europei, iar refugiul manciurian (amuro-usuric) cu zona de taigă a Siberiei şi Europei de nord etc.

A proceda în modul acesta înseamnă însă a simplifica prea mult problemele. Refugii glaciale, respectiv centre de populare postglacială a Eurasiei cu faună arboreală, nu au fost numai centrul mediteranean şi cel manciurian, ci încă alte 12 (G. de Lattin, 1956, 1967), iar în fauna majorităţii zonelor păduroase din Europa se întîlnesc, pe lîngă specii provenite din refugiile mediteranean, sirian şi caspic (caucazian), numeroase elemente siberiene, provenite din refugiul manciurian. Remarcăm chiar că între lepidopterele Europei centrale elementele siberiene egalează chiar ca număr pe cele mediteraneene, pe cînd între izopode predomină ultimele (G. de Lattin, 1967, p. 420), iar în cadrul altor grupe de animale ar putea predomina cele siberiene. Am putea avea deci argumente să unim Europa nu cu refugiul mediteranean, ci cu cel manciurian.

Fragilitatea aplicării criteriului istoric în delimitările zoogeografice regionale este demonstrată şi de faptul că unele refugii de faună arboreală sînt invadate actualmente de o faună eremială ; este cazul, în primul rînd, cu refugiul mediteranean.

Sv. Ekman (1940) are şi o obiecţie principială împotriva raionării pe baza criteriului istoric : adoptînd acest criteriu, se poate propune o raionare pe baza răspîndirii în oricare perioadă geologică, nu numai în cea cuaternară. De exemplu, pentru majoritatea peştilor dulcicoli ai Europei, Siberia a fost centrul de geneză, iar Europa teritoriul de invazie

preglacială; pentru aceleași specii, refugiul glacial a fost bazinul ponto-caspic, iar Europa centrală (bazinul baltic) teritoriul de invazie postglacială.

Criteriul istoric trebuie neapărat luat în seamă în interpretarea faunelor actuale, dar transpunerea sa cartografică nu se poate face prin trasarea de limite rigide între unități regionale, ci prin cartarea refugiilor glaciale sau a zonelor de speciație, indicarea căilor de migrațiune a faunelor, trasarea isoporiilor etc. Delimitarea de unități zoogeografice regionale, separate prin limite mai mult sau mai puțin rigide, trebuie făcută pe baza răspîndirii actuale a taxonilor, iar metoda preferabilă să fie cea statistică, care ține seama de toți taxonii unei faune.

O metodă statistică de apreciere a asemănărilor și deosebirilor dintre două faune este cea preconizată de Sv. Ekman (1940). Ekman calculează diferența dintre două faune, A și B, după formula:

$$d = \frac{\text{particularitatea lui A} + \text{particularitatea lui B}}{\text{comunitatea dintre A și B}}.$$

Particularitatea unei faune este redată de totalitatea speciilor de animale care trăiesc în această faună și lipsesc în a doua. Dar aceste specii aparțin unor genuri, familii etc. care fie că și ele sînt particulare uneia dintre cele două faune, fie că trăiesc în amîndouă. Ekman consideră că valoarea diferențială a unei specii ce aparține unui subgen, gen etc. care lipsește în a doua faună este mai mare decît cea a speciilor aparținînd unui subgen sau gen comun ambelor faune. De aceea, numărul speciilor proprii unei faune și aparținînd unui taxon superior prezent și în a doua faună este luat ca atare, pe cînd numărul speciilor proprii unei faune și aparținînd unui taxon superior, care este și el propriu aceleiași faune, este înmulțit cu un anumit indice (1,5 pentru subgen, 2 pentru gen, 6 pentru familie etc.). Astfel, particularitatea faunei A față de B se calculează adunînd suma speciilor proprii faunei A, dar care aparțin unui subgen prezent și în B cu suma, înmulțită cu 1,5, a speciilor aparținînd subgenurilor proprii faunei A și cu suma, înmulțită cu 2, a speciilor aparținînd genurilor proprii faunei A ș.a.m.d.

Comunitatea dintre două faune constă din speciile comune, precum și din subgenurile și ceilalți taxoni supraspecifici comuni, dar reprezentați în fiecare din cele două faune prin alte specii. Se calculează comunitatea dintre două faune adunînd suma speciilor comune cu suma (înmulțită cu 2/3) a perechilor de specii diferite, dar aparținînd unor subgenuri comune și cu suma (înmulțită cu 1/2, respectiv 1/4 sau 1/6) a perechilor de specii aparținînd genurilor, subfamiliilor și familiilor comune ambelor faune.

Ekman nu a luat în considerare subspeciile. P. Bănărescu (1960) a propus de aceea o modificare a formulei, care să țină seama și de subspecii:

$$d = \frac{\text{particularitatea lui A} + \text{particularitatea lui B} + \dfrac{\text{nr. speciilor reprezentate prin alte subspecii}}{2}}{\text{comunitatea dintre A și B}}.$$

E k m a n a aplicat formula sa pentru faunele de mamifere din stepele şi deşerturile palearctice, ajungînd la o serie de concluzii, de exemplu că fauna de mamifere a Israelului şi a peninsulei Sinai este mai înrudită cu cea a R.A.U. decît cu cea a Peninsulei Arabice. P. B ă n ă r e s c u a calculat diferenţele dintre faunele ihtiologice ale fluviilor din subregiunea euro-mediteraneană, Siberia şi regiunile imediat vecine (bazinul Amurului, vestul R. P. Mongole, bazinele Tarîmului, Eufratului şi Orontelui). El constată valori diferenţiale mici în faunele genetic înrudite, cum sînt cele ale fluviilor ce se varsă în Marea Neagră şi nordul Caspicii sau între fauna din cursul inferior al Amu-Dariei şi cel al Sîr-Dariei, şi diferenţe mult mai mari între faunele a căror origine este diferită, de exemplu între cea a Amurului şi cea a Lenei, apoi între fauna vest-mongolă şi cea montan-asiatică (a fluviului Tarîm). Valorile diferenţiale sînt atît de gradate, încît permit clasarea faunelor diverselor bazine fluviatile în unităţi regionale de rang crescînd: cînd valorile diferenţiale sînt extrem de mici, fluviile respective se încadrează în aceeaşi circumscripţie; cînd diferenţele sînt puţin mai mari, în circumscripţii diferite ale aceluiaşi district ş.a.m.d. pînă la regiuni distincte.

B. S t u g r e n şi M. R ă d u l e s c u (1961) propun o modificare a formulei lui E k m a n, folosind un aparat matematic mai complicat; ei propun un coeficient, interdependenţa faunelor (ρ), care să exprime atît corelaţia, cît şi discriminarea zoogeografică. Acest coeficient se calculează după formula:

$$\rho = P\,[M_a - (M_a \cap M_b)] + P\,[M_b - (M_a \cap M_b)] - P\,(M_a \cap M_b),$$

în care:

M_a reprezintă totalitatea speciilor din teritoriul A,
M_b — totalitatea speciilor din teritoriul B,
$M_a \cap M_b$ — totalitatea speciilor comune ambelor teritorii,
$M_a - (M_a \cap M_b)$ — totalitatea speciilor proprii teritoriului A,
$M_b - (M_a \cap M_b)$ — totalitatea speciilor proprii teritoriului B,
P — probabilitatea mulţimilor,
$\cap$ — semn de intersecţie între două mulţimi.

Coeficientul ρ variază între -1 (corelaţie faunistică perfectă, cele două faune fiind identice) şi 1 (discriminare zoogeografică perfectă, cele două faune neavînd nici o specie comună). Variaţia coeficientului numai între -1 şi 1 este, evident, un avantaj al formulei S t u g r e n - R ă d u l e s c u; dezavantajul este că formula se referă numai la specii. Spre a lua în considerare şi genurile, autorii propun încă un coeficient, ρ_g, a cărui valoare este cuprinsă tot între -1 şi $+1$ şi care se calculează la fel, cu deosebirea că se ia în considerare numărul genurilor. În vederea reunirii ambilor coeficienţi, se propune un al treilea, ρ_0, care să exprime

corelația și discriminarea faunei în ansamblu la nivel atît specific, cît și generic

$$\rho_0 = \frac{\lambda\rho_g + \rho_s}{\lambda + 1},$$

în care :

$\lambda = 2$ (genurile fiind considerate, de acord cu Ekman, de 2 ori mai însemnate sub raport zoogeografic decît speciile).

Autorii nu merg mai departe la calcularea discriminării la nivelul subfamiliilor, familiilor. Este evident însă că formula poate fi aplicată și la taxonii supragenerici, așa cum ea poate fi aplicată și la subgenuri și chiar la subspecii. Se înțelege însă cît de complicate ar fi calculele dacă am include toți taxonii.

F. A. Schilder (1956) vorbește și el despre zoogeografie cantitativă, dar are în vedere numai numărul total de specii din diferite faune (comparînd deci bogăția lor), iar nu asemănările și deosebirile care să permită o împărțire regională.

Este aparent o contradicție între afirmațiile din subcapitolul precedent, în care se arată că precizarea elementelor faunistice, determinarea centrelor de răspîndire și speciație etc., cu un cuvînt obiectivele curentului genetic, sînt mai importante decît trasarea de limite între regiuni și provincii, și afirmația din subcapitolul de față, după care trasarea acestor limite trebuie făcută după criteriul statistic, nu după cel genetic. În fond, problemele sînt diferite; dacă precizarea elementelor faunistice și a centrelor de răspîndire a acestora este mai importantă, trasarea de limite între regiuni și provincii își are rostul, iar criteriul preferabil pentru aceasta este cel statistic.

Delimitarea regiunilor și provinciilor după arealul unui singur gen sau specie conducătoare (de exemplu a subregiunii arctice după genul *Rangifer* (ren)) este absolut subiectivă [26]. La fel și delimitarea unităților regionale echivalente după suprafața lor, după numărul total de taxoni sau după cel al taxonilor endemici etc.

MARILE REGIUNI ZOOGEOGRAFICE ȘI SUBDIVIZIUNILE LOR

Marea majoritate a zoogeografilor, inclusiv mulți antiregionaliști, acceptă în general un număr de regiuni pentru fauna terestră, fără a insista prea mult asupra delimitărilor acestora. Ele sînt în fond regiunile stabilite de Sclater și Wallace, cu unele modificări aduse mai tîrziu de alți autori — reunirea regiunilor palearctică și nearctică sub numele de regiune holarctică (A. Heilprin, 1882), recunoașterea

---

[26] Spre deosebire de fitogeografie, în care unitățile regionale de rang inferior pot coincide cu anumite asociații vegetale, iar acestea sînt determinate adesea de o specie conducătoare (în genere un arbore); dar chiar în fitogeografie, limitele floristice, delimitate după arealele asociațiilor, nu includ localitățile în care specia dominantă a unei asociații apare ca indivizi izolați.

regiunii madagasice drept distinctă de cea etiopiană, a celor neozeelandeză, polineziană şi hawaiiană ca distincte de cea australiană. Aceste regiuni sînt delimitate în primul rînd pe baza răspîndirii familiilor de mamifere şi păsări, dar sînt bine caracterizate şi prin celelalte grupe de vertebrate şi nevertebrate terestre. Ele sînt valabile, în linii mari, şi pentru fauna dulcicolă; problemele acestei faune le vom trata însă într-un capitol aparte. Problema subdiviziunii regiunilor se pune îndeosebi pentru cea holarctică (fig. 29).

Regiunea holarctică cuprinde părţile temperate şi subtropicale ale Americii de Nord, Eurasiei şi Africii de nord. În cadrul regiunilor continentale, aceasta are o poziţie aparte: este cea mai întinsă, cea care cuprinde regiunile cele mai variate din punct de vedere climatic şi singura care se întinde pe două mase continentale complet separate prin oceane şi în contact intim cu alte trei regiuni, de care este separată prin bariere climatice, deci apriori imprecise. Limita sa sudică este imprecisă în America Centrală; în Africa, ea corespunde oarecum limitei sudice a Saharei, înglobînd mai departe Peninsula Arabică (afară de colţul ei sud-vestic), Asia vestică şi centrală pînă la Himalaia; în sud-estul Asiei, limita regiunii este cît se poate de neprecisă.

Regiunea conţine 11 familii endemice de mamifere, dintre care patru comune părţii eurasiatice şi celei nord-americane: castoridele şi talpidele dintre insectivore (ultima familie depăşeşte puţin regiunea în Indochina), ocotonidele şi zapodidele dintre rozătoare. Patru familii sînt proprii părţii nord-americane a regiunii: antilocapridele, cea mai arhaică familie de artiodactile, şi trei de rozătoare: aplodontidele, geomiidele şi heteromiidele (ultima ajunge puţin şi în părţile nordice ale Americii de Sud). În fine, trei familii de rozătoare sînt proprii stepelor eurasiatice: zapodidele, spalacidele şi seleviniidele (ultima familie, monotipică, are un areal foarte redus în Asia Centrală).

Păsările terestre cuprind următoarele familii endemice: tetraodontidele, răspîndite în păduri şi stepe atît în Eurasia, cît şi în America de Nord, prunelidele în Eurasia, meleagridele în America, certiidele în ambele continente, ajungînd puţin şi în America Centrală; alte două familii endemice, alcidele şi colimbidele, sînt mai mult marine.

Nu există familii endemice de reptile comune ambelor părţi ale regiunii; o subfamilie, *Alligatorinae*, este răspîndită în R.P. Chineză şi în părţile tropicale şi subtropicale ale ambelor Americi, iar cîteva familii mici sînt endemice în partea americană a regiunii: *Helodermatidae*, *Anelytropsidae*, *Aniellidae*.

Foarte caracteristic pentru regiune este întreg ordinul urodelelor dintre amfibieni, care depăşeşte puţin regiunea în Indochina şi mai ales în America de Sud; majoritatea familiilor sînt răspîndite atît în partea eurasiatică, cît şi în cea nord-americană a regiunii. Dintre anure, familia *Discoglossidae* este palearctică, iar familia *Pelobatidae* este răspîndită în regiunile holarctică (America de Nord, Europa, Asia vestică, lipsind în cea centrală şi estică) şi orientală.

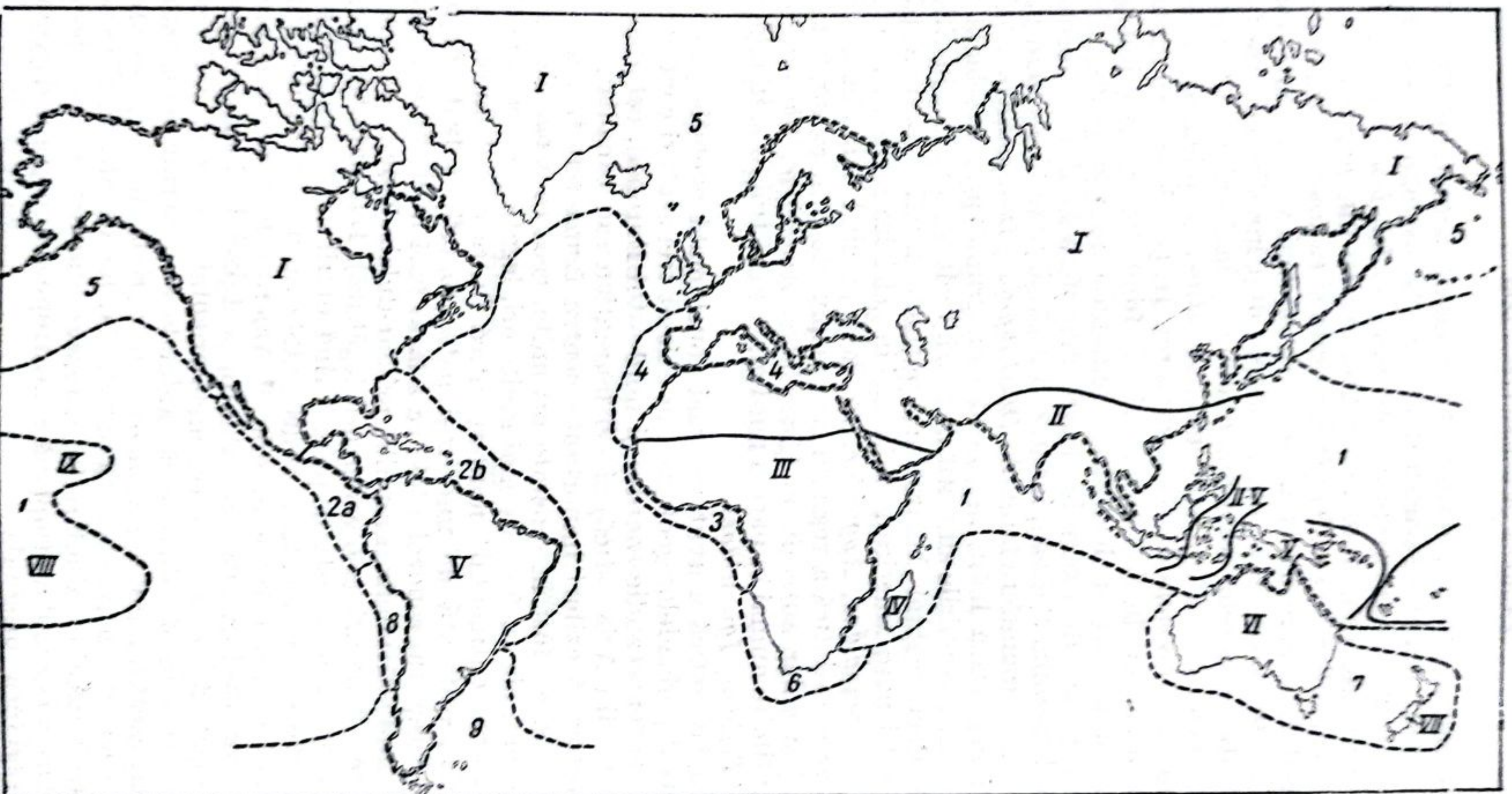


Fig. 29. — Regiunile zoogeografice terestre (*I* = holarctică; *II* = orientată; *III* = etiopiană; *IV* = madagasică; *V* = neotropicală; *VI* = australiană; *VII* = neozeelandeză; *VIII* = polineziană; *IX* = hawaiiană) și marine litorale (*1* = indo-vest-pacifică; *2* = tropical-americană; *3* = vest-africană; *4* = atlanto-mediteraneană; *5* = nordică; *6* = sud-africană; *7* = australiano-neozeelandeză; *8* = peruvian-nord-chiliană; *9* = antarctică.

Unitatea regiunii este determinată de asemănarea faunistică dintre partea eurasiatică şi cea nord-americană. Această asemănare este foarte pronunţată în nord şi scade treptat spre sud. Astfel, fauna de tundră a celor două continente este aproape identică chiar din punct de vedere specific; cea a pădurilor de conifere (taiga) este şi ea foarte asemănătoare, dar speciile sînt în genere diferite. Deosebiri şi mai mari se întîlnesc în fauna pădurilor de foioase şi în cea de stepă, deşi înrudirea dintre fauna stepelor eurasiatice şi a celor nord-americane este încă evidentă (existenţa unor familii şi genuri de stepă endemic-holarctice, de pildă ocotonidele, zapodidele şi genul *Marmota* dintre rozătoare). În părţile subtropicale ale regiunii, deosebirile sînt încă şi mai mari, ele fiind determinate îndeosebi de prezenţa în sudul părţii palearctice a regiunii a unor grupe de animale orientale şi etiopiene (de exemplu dintre mamifere familiile *Viverridae*, *Hystricidae* şi subfamilia *Suinae*), iar în sudul părţii nearctice a unor grupe neotropicale (dintre mamifere familiile *Didelphyidae*, *Dasypodidae* şi subfamilia *Dicotylinae*). Dacă luăm în considerare grupul prin excelenţă termofil al reptilelor, deosebirile sînt atît de mari, încît nu mai este justificată recunoaşterea unei regiuni holarctice; puţinele familii comune părţii eurasiatice şi celei nord-americane trăiesc şi în celelalte regiuni zoogeografice (de exemplu *Scincidae*, *Anguidae*, *Boidae*), pe cînd familiile întîlnite numai în partea eurasiatică a regiunii sînt răspîndite şi în regiunile orientală, etiopiană şi chiar australiană (*Lacertidae*, *Agamidae*, *Chamaeleontidae*), iar cele întîlnite numai în partea nord-americană trăiesc şi în regiunea neotropicală (*Teiidae*, *Iguanidae*).

Regiunea holarctică a avut cea mai zbuciumată evoluţie paleogeografică. În cursul perioadelor geologice au existat trei scuturi continentale permanente: cel fenoscandic (nordul şi nord-estul Europei), cel angarian (Siberia şi parte din Asia estică) şi cel laurenţian sau canadian. Aceste trei scuturi, totodată aziluri importante pentru fauna terestră, au avut întinderi variate şi au fost în repetate ori unite, ceea ce a permis uniformizarea faunei lor; ele au fost, de mai multe ori, legate şi cu continentele sudice. O legătură continentală nord-atlantică (între scutul laurenţian şi cel fenoscandic), susţinută de numeroşi paleogeografi, a luat sfîrşit în cretacic sau la începutul cenozoicului; ea a lăsat încă unele urme în fauna actuală (de exemplu răspîndirea familiei primar-dulcicole de peşti *Percidae* se explică cel mai bine printr-o asemenea legătură). Dar unitatea actuală a faunei holarctice se datoreşte în primul rînd unirii definitive a Europei cu Siberia în oligocen şi legăturii continentale aproape neîntreruptă în cursul întregului cenozoic între Siberia şi America de Nord prin nordul Pacificului (istmul Bering, întrerupt abia în postglacial). Legătura intimă dintre partea asiatică a regiunii şi regiunea orientală — principalul centru de evoluţie a grupelor dominante de animale — a permis pătrunderea treptată a majorităţii familiilor moderne de vertebrate şi nevertebrate din regiunea orientală în Asia estică şi Siberia, iar de aici în Europa şi America de Nord. Regiunea holarctică a reprezentat astfel şi o cale indirectă de populare a regiunilor etiopiană şi neotropicală cu grupe de animale evoluate în regiunea orientală.

Diverşi autori au subîmpărţit regiunea în cele mai felurite moduri; am amintit cît de artificială a fost îndeosebi delimitarea unei provincii europene şi a uneia siberiene, separate prin Munţii Ural. Împărţirea în două subregiuni mari — palearctică şi nearctică — nu este nici ea justificată. Pentru subdivizarea holarcticului este valabilă concepţia lui G. de Lattin (1967), care reprezintă de fapt dezvoltarea ideilor unor autori anteriori, în primul rînd W. F. Reinig (1937). După G. de Lattin, în cadrul celor trei mari biocicluri (terestru, dulcicol şi marin) se disting biochore (diviziuni ecologice de primul rang), iar subdiviziunile regionale sînt posibile numai în cadrul biochorelor. Cele trei biochore ale faunei terestre din zona temperată sînt arborealul, eremialul şi oreotundralul. În cadrul regiunii holarctice, realitatea biochorelor este foarte evidentă: nu numai faunele de tundră şi taiga ale Eurasiei şi Americii de Nord sînt aproape identice, dar înseşi cele eremiale ale ambelor continente sînt mai înrudite între ele decît cu faunele de pădure ale continentului respectiv.

Subdiviziunile regionale ale holarcticului sînt deci altele pentru fauna de pădure şi pentru cea de stepă; ele corespund, cel puţin parţial, cu refugiile glaciale. Este semnificativă în această privinţă concordanţa aproape perfectă dintre cele 9 „ţinuturi" pe care le distinge Sv. Ekman (1940) cu ajutorul metodei statistice pentru fauna stepică şi dezertică de mamifere a părţii eurasiatice (palearctice) a regiunii şi refugiile (respectiv centrele de răspîndire a elementelor faunistice) eremiale distinse de G. de Lattin (1956, 1967) (tabelul nr. 1).

Tabelul nr. 1

Corespondenţa dintre „ţinuturile" delimitate de *Sv. Ekman* cu ajutorul metodei statistice şi centrele de răspîndire a faunei eremiale după G. de *Lattin*

„Ţinuturile" lui Sv. Ekman	Centrele de răspîndire după G. de Lattin
1. Ţinutul Saharei vestice şi centrale 2. Ţinutul libio-egiptean	1. Centrul afro-eremic
3. Sudul arid al Asiei de sud-vest	2. Centrul siriano-eremic 5. Centrul sindo-eremic
4. Nordul arid al Asiei de sud-vest	3. Centrul irano-eremic
5. Turkestanul de vest 6. Ţinutul stepelor kirghizo-europene*	4. Centrul turano-eremic
7. Ţinutul mongolic	7. Centrul mongolo-eremic
8. Stepele manciuro-nord-chinezeşti	8. Centrul sino-eremic
9. Tibetul arid	6. Centrul tibeto-eremic

* Corect: Cazaho-europene.

Regiunea orientală (numită şi indo-malaeză) cuprinde sudul tropical al Asiei : India, Indochina, sudul R. P. Chineze, şi insulele vecine : Ceylonul, insulele Indoneziei de vest (Sumatra, Kalimantan, Java, Bali), Filipinele, Hainan şi Taiwan. Singura regiune cu care cea orientală se află în contact intim (continental) este cea holarctică. De regiunile etiopiană şi madagasică este despărţită prin Oceanul Indian ; linia lui Wallace reprezintă o limită tranşantă spre sud-est, însă insulele Indoneziei estice (Lombok, Sulawesi, Moluce), situate între linia lui Wallace şi cea a lui Lydekker, nu reprezintă propriu-zis o zonă de tranziţie între regiunile orientală şi australiană, ci una populată de o faună săracă, constînd dintr-un număr redus de imigranţi, atît orientali, cît şi australieni.

Regiunea conţine 6 familii endemice de mamifere : *Platacanthomyidae* (rozătoare), *Tupaidae* (insectivore), cele două familii de dermaptere — *Cynocephalidae* (= *Galeopithecidae*) şi *Plagiomenidae* — şi, în fine, două de primate — *Tarsiidae* şi *Hylobatidae* ; familia de artiodactile *Moschidae* este răspîndită şi în Asia estică. Există o singură familie endemică de păsări (*Iranidae*) şi 6 de reptile (toate sărace în specii şi cu areal în genere limitat la o porţiune a regiunii) ; amfibienii nu sînt reprezentaţi prin familii endemice.

Caracteristică pentru regiune este existenţa a numeroase grupe de animale comune cu regiunea etiopiană, răspîndite parţial şi în sudul părţii eurasiatice a celei holarctice : de exemplu 8 familii terestre de mamifere nezburătoare (între care elefantidele, rinocerotidele şi cercopitecidele, răspîndite în trecut şi în regiunea holarctică) şi 6 de păsări (unele pătrunzînd şi în Asia estică sau nordul Australiei). Dintre vertebratele terestre (şi dulcicole), toate familiile dominante în fauna actuală a lumii au (sau au avut pînă într-un trecut geologic apropiat) maximul de dezvoltare în această regiune : dintre mamifere muridele, bovidele (actualmente mai bine reprezentate în Africa) şi cervidele, dintre reptile colubridele, agamidele, lacertidele, varanidele, iar dintre amfibieni ranidele, bufonidele etc. Din contră, grupele arhaice de vertebrate (monotremele, marsupialele şi familiile primitive de insectivore dintre mamifere ; pelomeduzidele, iguanidele, tiflopidele dintre reptile ; hilidele dintre amfibieni) lipsesc sau sînt slab reprezentate. Printre genurile arhaice care totuşi se găsesc în regiune, cităm pe *Tapirus*, reprezentat printr-o specie în Sumatra şi peninsula Malacca şi prin două în America de Sud.

Fauna de nevertebrate este caracterizată de asemenea prin abundenţa grupelor moderne, dominante ; se cunosc însă şi cîteva genuri, subfamilii şi familii arhaice, cu răspîndire gondwaniană (pe toate sau pe mai multe continente sudice). Unele din acestea au o răspîndire inabreziană (în America de Sud, Africa, insula Madagascar, India, parţial arhipelagul indonezian, dar lipsind în Australia), altele cu o răspîndire oriental-gondwaniană (în Africa, India şi Australia, lipsind în America de Sud) (R. Jeannel, 1942) (familia *Acavidae* dintre moluşte, *Platyrrachidae* dintre diplopode, genul de lepidopter *Tascina*, cel de onicofor *Eoperipatus* şi numeroase coleoptere semnalate de R. Jeannel). Majoritatea acestor

grupe nu trăiesc în toată regiunea, ci numai în părţile sale sudice şi periferice (Ceylon, sudul Indiei, insulele Sunde).

Din punct de vedere paleogeografic, regiunea nu este unitară; India peninsulară şi Ceylonul au făcut parte, după partizanii teoriei punţilor continentale şi a translaţiei continentelor, din Gondwana, avînd legături mai ales cu Africa, insula Madagascar şi Australia, iar Indochina şi Indonezia au fost legate îndeosebi de Angara (deci de continentele nordice), reprezentînd totodată principala cale de legătură între continentele sudice (gondwaniene) şi cele nordice. Ataşarea Indiei la Asia este însă destul de veche, iar fauna regiunii reflectă în primul rînd relaţiile geografice actuale.

Diferenţele regionale în cadrul faunei orientale sînt destul de slab marcate. Indonezia şi sudul Chinei au cea mai bogată faună; insulele Hainan, Taiwan şi cele trei insule mari ale Indoneziei vestice, toate recent desprinse de continent, au o faună puţin diferită de a acestuia, iar sudul Indiei şi Ceylonului are o faună în genere mai săracă, dar cu o serie de endemisme şi arhaisme. Filipinele, a căror legătură cu continentul a fost totdeauna precară şi indirectă, au o faună mai deosebită, foarte săracă în raport cu cea a restului regiunii, dar conţinînd o serie de genuri endemice. Între altele, este caracteristică prezenţa în Filipine a două genuri endemice de rozătoare aparţinînd subfamiliei (după unii autori familiei) *Hydromyinae*, care, în afară de acest arhipelag mai trăieşte în Australia şi Noua Guinee; subfamilia, fiind de origine orientală, nu australiană, este evident autohtonă în Filipine, în Australia şi Noua Guinee fiind pătrunsă ulterior.

Regiunea etiopiană cuprinde Africa la sud de Sahara şi, după unii autori, sud-vestul Peninsulei Arabice. Există 9 familii endemice de mamifere: *Hipopotamidae*, *Giraffidae*, *Orycteropidae*, *Bathyergidae*, *Chrysochloridae*, *Macroscelidae*, *Galagidae*, *Ctenodactylidae* şi *Anomaluridae*; familiile *Hyaenidae* şi *Procaviidae* depăşesc foarte puţin regiunea. Cîteva familii endemice (girafidele, poate şi oricteropidele) sînt originare din Eurasia şi au pătruns relativ recent în Africa. Familia de insectivore *Tenrecidae* este comună regiunilor etiopiană şi madagasică, iar alte 8 familii regiunilor etiopiană şi orientală.

Unii autori sînt de părere că, pe baza mamiferelor, regiunile etiopiană şi orientală n-ar putea fi separate. Nu sîntem de acord cu acest punct de vedere; deşi conţine 8 familii comune cu regiunea orientală, fauna mamologică a Africii este bine individualizată nu numai prin cele 9 familii endemice şi două aproape endemice, ci şi prin lipsa celor 6 familii endemic-orientale, precum şi a ursidelor şi cervidelor, familii larg răspîndite (pînă în America de Sud!) şi avînd maximul de diferenţiere în regiunea orientală. Pe lîngă aceasta, unele dintre familiile africane (în primul rînd crisocloridele şi oricteropidele, apoi tenrecidele comune cu insula Madagascar) au un caracter arhaic, pe cînd fauna mamologică orientală este caracterizată, între altele, prin lipsa arhaismelor.

Păsările sînt reprezentate prin 4 familii endemice (a 5-a este comună cu Madagascarul), reptilele prin 3 (iar cameleontidele ajung şi în Madagascar, India şi zona circummediteraneană). Atît între păsări, cît şi între reptile şi amfibieni sînt numeroase familii comune cu regiunea orientală, în parte şi cu cea australiană şi partea eurasiatică a celei holarctice, dar dintre care multe lipsesc în cele două Americi; de exemplu lacertidele, varanidele şi agamidele dintre reptile. În schimb, există şi familii comune regiunilor etiopiană şi neotropicală : *Pelomedusidae* (şi în insula Madagascar), *Amphisbaenidae*, *Leptotyphlopidae* dintre reptile, *Pipidae* dintre amfibieni.

Între nevertebrate se cunosc un mare număr de taxoni superiori comuni Africii cu toate continentele sudice (elemente gondwaniene), cu India, Madagascar şi Australia (elemente gondwaniene orientale) şi îndeosebi cu America de Sud (elemente sud-atlantice sau africano-braziliene). Numeroase exemple sînt date de Th. Arldt (1938), O. Wittmann (1933) şi R. Jeannel (1942) etc.

După partizanii teoriei punţilor continentale şi a translaţiei, Africa a făcut parte pînă în jurasic din Gondwana unitară, iar pînă la sfîrşitul cretacicului a fost unită cu America de Sud. În cursul cenozoicului a existat situaţia geografică actuală, avînd legături temporare cu Asia şi Europa. O pătrundere masivă de faună eurasiatică a avut loc în pliocen.

Considerăm justificată părerea lui Th. Arldt (1938), care distinge patru strate în lumea animală a regiunii : stratul tritilodontidelor (grupe comune tuturor continentelor sudice), al hiracoidelor (grupe comune cu America de Sud; denumirea stratului nu e potrivită, deoarece familia *Hyracoidae* nu are afinităţi sud-americane), al viveridelor (descendenţii formelor pătrunse în paleogen din Eurasia; în acest strat trebuie incluse toate familiile de mamifere evoluate în Africa) şi al antilopelor (valul de imigranţi plioceni din Europa şi Asia, inclusiv girafidele, ecvidele şi bovidele). Ca număr de specii, stratul antilopelor este cel mai bine reprezentat în fauna actuală de mamifere a Africii şi lui îi aparţin şi grupele dominante de reptile, amfibieni şi nevertebrate.

În cadrul regiunii se disting în genere trei provincii : vest-africană, est-africană şi sud-africană, determinate mai ales ecologic (prima conţine faună de pădure ecuatorială, celelalte două faună de savană) ; în provincia sud-africană există o serie de arhaisme.

Regiunea madagasică sau malgaşă cuprinde insula Madagascar şi insulele Comore. Fauna este săracă, insulară, avînd o bună parte caractere negative — lipsa anumitor grupe larg răspîndite în alte regiuni. Există 4 familii endemice de mamifere : *Lemuridae* (cea mai bine reprezentată), *Indrisiidae*, *Daubentoniidae*, toate trei dintre primate, apoi *Myzopodidae* dintre chiroptere. Dintre familiile mai larg răspîndite, cele mai bine reprezentate sînt viveridele (care au maximul de dezvoltare în Africa) şi tenrecidele (comune cu Africa); dintre celelalte mamifere terestre, mai există numai cricetide, soricide, muride şi suide (ultimele două poate introduse); într-un trecut geologic apropiat, exista şi o specie de hipopo-

tam. Păsările sînt reprezentate prin 3 familii endemice (*Mesoenatidae*, *Philepittidae*, *Vangidae*), una comună cu Africa (*Scopidae*), iar celelalte larg răspîndite. În urmă cu circa 200 de ani mai trăia în insulele Comore familia endemică *Raphidae*, cu trei specii (între care binecunoscutul *Didus ineptus*), distruse de marinarii europeni. Nu există familii endemice de reptile și amfibii. Prima clasă este reprezentată prin familii comune cu Africa (*Gerrhosauridae*, *Chamaeleontidae*), cu Africa și America de Sud (*Pelomedusidae*) sau larg răspîndite (*Testudinidae*, *Crocodilidae*, *Gekkonidae*, *Scincidae*, *Boidae* — reprezentate prin subfamilia endemică *Sanziniinae* —, *Typhlopidae*, *Colubridae*, apoi prin iguanidele cu areal discontinuu) (fig. 9); lipsesc o serie de familii larg răspîndite (*Emydidae*, *Trionychidae*, *Lacertidae*, *Varamidae*, *Viperidae*, *Agamidae*). Dintre amfibieni, apodele, prezente în regiunile orientală, etiopiană și neotropicală, lipsesc din Madagascar, dar există în insulele Comore; anurele sînt reprezentate numai prin ranide, racoforide și brevicipitide; în insulele Seișele trăiesc și pelobatidele. Între nevertebrate se recunosc grupe comune continentelor sudice, altele comune cu Africa și India, dar majoritatea, îndeosebi formele moderne, sînt de origine africană; ele ar fi ajuns în Madagascar grație unei punți incomplete, care a ușurat răspîndirea formelor mobile, mai ales a celor zburătoare. O serie de autori, inclusiv R. Jeannel (1942), consideră că o serie de grupe de nevertebrate ar indica legături directe între fauna Madagascarului și cea a Indiei, fără intermediul Africii; recent, J. Millot (1952, 1953) neagă aceste legături.

Regiunea neotropicală cuprinde America de Sud și sudul Americii Centrale; în mod convențional, se atașează acestei regiuni și Antilele. Fauna de mamifere a regiunii este mult mai bine individualizată decît cea a regiunilor precedente. 23 de familii actuale de mamifere sînt autohtone în America de Sud [27], fiind în genere endemice în regiune (3—4 din ele au pătruns recent și în America de Nord). Acestea sînt: trei familii ale ordinului edentatelor (*Myrmecophagidae*, *Bradypodidae*, *Dasypodidae*, ultima și în America de Nord), două de marsupiale (*Didelphidae* — și în America de Nord — și *Coenolestidae*), cele două familii de primate platirine (*Hapalidae*, *Cebidae*), șase de chiroptere și 13 de rozătoare (așa-zisele histricomorfe, dar care nu sînt înrudite cu histricidele africano-orientale). Fauna sud-americană autohtonă de mamifere cuprindea încă numeroase alte familii endemice (îndeosebi dintre ungulate), care au dispărut în pliocen și pleistocen. Un număr de 16 familii au pătruns în pliocenul superior din America de Nord, dintre care supraviețuiesc 15; unele au dat numeroase genuri și specii endemic-sud-americane (îndeosebi procionidele și cervidele). Păsările sînt reprezentate prin 22 de familii endemice (o alta este endemică în Antile), 7 comune celor două Americi (originare, desigur, din cea de Sud), iar celelalte larg răspîndite. Nu există familii endemice de reptile și amfibieni; comune cu Australia sînt familiile *Chelyidae* și *Leptodactylidae*, cu Africa *Pelomedusidae*, *Amphisbaenidae*, *Leptotyphlopidae* dintre reptile.

[27] O a 24-a, *Solenodontidae*, este endemică în Antile.

Pipidae, *Leptodactylidae* şi *Atelopodidae* dintre amfibieni, iar comune celor două Americi patru familii de reptile (*Kinosternidae*, *Chelydridae*, *Teiidae*, *Crotalidae*). Alte două familii de reptile au areal discontinuu: *Iguanidae* (fig. 9) şi *Anilidae* (regiunile neotropicală şi orientală). Celelalte familii de reptile şi amfibieni sînt larg răspîndite sau pantropicale. America de Sud este singura regiune tropicală în care urodelele (reprezentate prin pletodontide) pătrund destul de mult. Sînt remarcabile şi lipsa unor familii larg răspîndite şi dominante în alte continente (*Agamidae*, *Lacertidae*, *Varanidae*, *Racophoridae*) şi slaba dezvoltare a ranidelor.

Nevertebratele terestre sînt reprezentate prin grupe comune continentelor sudice, comune Americii de Sud cu Africa, cu Australia (respectiv Noua Zeelandă) sau celor două Americi. Cele comune cu Africa sînt în genere de climă tropicală, cele comune cu Australia şi (sau) Noua Zeelandă preferă, din contră, climatul rece şi umed şi sînt localizate în majoritate în sudul continentului. R. Jeannel (1942) le denumeşte paleantarctice, considerînd că s-ar fi răspîndit graţie unei legături continentale care a persistat o perioadă, după fragmentarea Gondwanei, între Patagonia, Antarctida, Australia [28] şi Noua Zeelandă. Însă unele grupe paleantarctice au şi reprezentanţi în emisfera nordică; R. Jeannel consideră că ele ar fi ajuns ulterior în nord, însă Ph. Darlington (1965), care a făcut o analiză minuţioasă a zoogeografiei şi ecologiei animalelor (îndeosebi a insectelor) răspîndite în extremitatea sudică a Americii de Sud, în Tasmania, sud-estul Australiei şi Noua Zeelandă, consideră toate grupele respective drept relicte de provenienţă nordică, împinse în sud de grupele moderne mai competitive (vezi capitolul al V-lea).

America de Sud ar fi făcut parte în paleozoic şi mezozoic din Gondwana; după fragmentarea acesteia ar fi păstrat pînă în cretacic legături cu Africa; o legătură cu Antarctida a durat probabil pînă mai recent, dar este problematic dacă prin intermediul acestui continent ar fi putut avea loc schimburi faunistice cu Australia şi Noua Zeelandă. În eocen s-a stabilit o legătură cu America de Nord, de unde au pătruns strămoşii familiilor endemice de mamifere şi păsări (nu însă ai celor de peşti, care au folosit legătura continentală cu Africa — G. S. Myers, 1966). De atunci şi pînă la sfîrşitul pliocenului, America de Sud a fost complet izolată şi în acea perioadă au evoluat familiile endemice de vertebrate, ceea ce explică marea independenţă a faunei acestui continent.

Am amintit anterior cele patru strate în care încadrează Arldt fauna sud-americană. Credem că în cadrul primului strat (al sparosodontidelor, de vechime mezozoică) ar trebui separate formele pangondwaniene, cele comune cu Africa şi, eventual, cele paleantarctice. Familiile autohtone de mamifere şi păsări aparţin stratului edentatelor.

---

[28] Unii autori presupun că pe aceeaşi cale s-ar fi răspîndit şi marsupialele, întîlnite actualmente în Australia şi America de Sud; dar am amintit că marsupiale fosile se găsesc şi în continentele nordice.

Regiunea australiană cuprinde Australia, Tasmania, Noua Guinee împreună cu insulele platformei continentale australiene; limita regiunii spre cea polineziană este neprecisă. Fauna de mamifere constă aproape exclusiv din monotreme (două familii endemice) şi marsupiale (7 familii endemice); singura familie autohtonă de mamifere placentare terestre nezburătoare sînt muridele, reprezentate prin mai multe genuri endemice din subfamilia *Hydromyinae* (care mai trăieşte şi în Filipine); sînt forme semiacvatice, care au putut depăşi bariere marine nu prea late. Păsările sînt reprezentate prin 13 familii endemice (între care *Casuariidae*, *Dromaeidae*, *Menuridae*, *Paradiseidae*, apoi 3 familii de papagali, ce depăşesc uşor regiunea); familia *Meliphagidae* este comună cu Noua Zeelandă, alte cîteva familii sînt proprii emisferei estice, lipsind în cele două Americi, iar restul larg răspîndite. Dintre reptile, familia *Pygopodidae* este endemică în regiune, *Carettochelyidae* în Noua Guinee, *Chelyidae* comună cu America de Sud, *Anelytropsidae* cu partea estică a regiunii orientale, celelalte larg răspîndite (inclusiv unele dominante: *Agamidae*, *Colubridae*, *Elapidae*); este remarcabilă însă lipsa altor familii larg răspîndite, ca lacertidele, testudinidele şi viperidele. Singurele familii de amfibieni bine reprezentate sînt *Leptodactylidae* (comune cu Africa şi America de Sud) şi *Hylidae* (răspîndite în toate continentele, în afară de Africa şi Madagascar); ranidele, microhilidele şi brevicipitele ajung doar în nordul regiunii; celelalte familii de anure, precum şi gimnofionii (coeciliidele) lipsesc.

Între nevertebrate se disting taxoni comuni cu celelalte continente sudice, mai ales cu Africa de sud, Madagascar şi India, şi care sînt localizaţi îndeosebi în vestul Australiei, taxoni comuni cu sudul Americii de Sud şi (sau) Noua Zeelandă, localizaţi îndeosebi în sud-estul umed şi temperat al continentului şi în Tasmania, şi elemente „malaeze" de climat tropical, pătrunse recent, din insulă în insulă şi răspîndite îndeosebi în nordul continentului şi în Noua Guinee.

Am amintit cele patru „strate" pe care le distinge A r l d t în fauna australiană. Considerăm că stratul marsupialelor este neomogen; marsupialele înseşi au pătruns mai probabil dinspre Asia, pe cînd o serie de nevertebrate incluse în acest strat ar putea să aibă într-adevăr afinităţi sud-americane.

Regiunea neozeelandeză cuprinde Noua Zeelandă şi cîteva insule vecine. Regiunea este total lipsită de mamifere terestre nezburătoare; există însă o familie endemică de chiroptere (*Mystacinidae*, cu o specie), pe lîngă familia cosmopolită *Vespertilionidae*. Păsările sînt reprezentate prin 7 familii endemice, dintre care 3 aptere (*Apterygidae*, popular kiwi, şi două familii de moa dispărute în vremuri istorice: *Dinornithidae* şi *Anomalopterygidae*), două de papagali (*Nestoridae* şi *Strigopsidae*) şi două de păsărele (*Xenicidae* şi *Callaeidae*). Reptilele sînt reprezentate prin ultimul rincocefal, *Sphenodon* (=*Hatteria*) *punctatum*, şi prin familiile larg răspîndite *Scincidae şi Gekkonidae* (reprezentanţii ultimei familii au largi posibilităţi de răspîndire pasivă). Singurul gen de amfibieni este *Leiopelma* din familia arhaică *Leiopelmidae* (al doilea gen al

familiei trăieşte în vestul Americii de Nord). Fauna de nevertebrate, şi ea săracă, este reprezentată mai ales prin forme înrudite cu cele australiene şi sud-americane; există însă şi destule specii ale căror rude mai apropiate sînt palearctice, iar în cadrul anumitor taxoni speciile sud-americane şi cele australiene sînt mai înrudite între ele decît cu cele neozeelandeze. Pe cînd partizanii teoriei punţilor şi mai ales cei ai translaţiei continentelor (între alţii R. Jeannel, 1942) văd în fauna Noii Zeelande resturile faunei Gondwanei şi mai ales indicaţiile unei legături cu Australia şi Patagonia, W. Hennig (1960), Ph. Darlington (1957, 1965) ş. a. consideră că Noua Zeelandă, precum şi toate ţinuturile sudice, îndeosebi cele temperate şi reci, sînt populate de forme arhaice originare din emisfera nordică, unde au fost între timp înlocuite de grupe mai competitive (vezi şi capitolul al V-lea).

Regiunea polineziană cuprinde arhipelagurile Polineziei şi Microneziei, de la Fidgi pînă la Marchize. Fauna este foarte săracă şi slab individualizată, constînd mai ales din forme provenite din regiunile orientală şi australiană, care au reuşit să depăşească barierele marine (prin zbor sau mijloace pasive de deplasare). Mamiferele constau numai din chiroptere (chiar acestea puţin nmeroase) şi muride (probabil introduse), reptilele din gekkonide şi iguanide (în Fidgi şi Tonga). Endemice sînt o familie de păsări (*Rhynochaetidae*, familie monotipică, endemică în Noua Caledonie) şi una de gasteropode terestre (*Partulidae*, bine reprezentată în majoritatea arhipelagurilor polineziene şi ale cărei specii s-au fragmentat într-o mulţime de rase geografice strict localizate). Nimic nu arată că în zona arhipelagurilor polineziene ar fi existat cîndva un continent.

Regiunea hawaiiană cuprinde arhipelagul Hawaii, a cărui faună este mai bine individualizată decît cea polineziană. Familii endemice sînt *Drepaniidae* (circa 22 de specii) dintre păsări, *Achatinellidae* dintre gasteropodele terestre, *Proterhinidae* dintre coleoptere.

Prima încercare de a grupa aceste regiuni în supraregiuni a fost cea a lui P. L. Sclater, care reuneşte regiunile palearctică, orientală, etiopiană şi australiană sub numele de paleogea sau Lumea veche, iar pe cele nearctică şi neotropicală sub numele de neogea sau Lumea nouă. Este de fapt o împărţire pur geografică, ce nu ţine seama de afinităţile faunistice reale. Într-adevăr fauna de mamifere a regiunilor holarctică, orientală, etiopiană şi malgaşă are o serie de trăsături comune; mai multe familii de placentare sînt comune acestor regiuni, iar în cenozoic au existat repetate schimburi faunistice între ele. Regiunea neotropicală are o faună mai diferită, constînd din alte familii de placentare (îndeosebi edentate) şi puţine marsupiale; şi mai diferită este fauna de mamifere a Australiei, constînd numai din marsupiale şi monotreme, iar ultimele trei regiuni sînt lipsite de mamifere. De aceea primele patru regiuni au fost grupate de T. H. Huxley (1868) sub numele de arctogea (Lumea nordică), căreia i s-a substituit de către Ph. Darling-

t o n cel de megagea (partea principală a lumii). Regiunea neotropicală singură formează neogea (Lumea nouă în sens restrîns), cea australiană notogea (Lumea sudică), iar ultimele trei regiuni ornitogea (Lumea păsărilor).

Pentru fauna marină se disting regiuni diferite, după cum ne adresăm faunelor litorală, abisală sau pelagică.

În cadrul faunei litorale se disting trei supraregiuni : tropicală, nordică și sudică (S v . E k m a n , 1935). Există trei regiuni litorale tropicale, separate prin masele continentale, precum și prin zonele abisale ale oceanelor (fig. 29) :

Regiunea indo-vest-pacifică, cea mai vastă, se întinde de pe litoralul estic al Africii pînă în sudul Japoniei, în Hawaii și estul Polineziei. Regiunea adăpostește cea mai bogată faună marină din lume. Toate familiile tropicale de pești, crustacee superioare, echinoderme etc. sînt cel mai bine reprezentate în această regiune. Aici supraviețuiesc și o serie de forme arhaice : genul *Nautilus*, *Limulus*, *Latimeria chalumnae*. Maximul de bogăție faunistică se constată în apele Indoneziei (provincia malaeză), bogăția scăzînd atît spre est, cît și spre vest.

Regiunea tropical-americană cuprinde ambii versanți ai Americii, regiunea fiind întreruptă de America Centrală, dar această întrerupere e recentă ; faunele celor doi versanți ai Americii sînt foarte asemănătoare (există genuri și chiar specii comune și îndeosebi perechi de specii vicariante). Deosebirea constă mai ales în faptul că fauna litoralului pacific (fauna est-pacifică sau vest-americană) este săracă, caracterizată mai ales prin lipsa multor taxoni, pe cînd cea a litoralului atlantic (care include și Marea Caraibilor) este a doua ca bogăție dintre faunele tropicale, după cea indo-vest-pacifică.

Regiunea vest-africană cuprinde litoralul african al Atlanticului între Capul Verde și gura fluviului Congo ; este o regiune puțin întinsă, care adăpostește o faună săracă.

Există o evidentă înrudire între aceste trei regiuni, numeroși taxoni supraspecifici fiindu-le comuni (sau numai la două dintre ele). Înrudirea se datorește atît condițiilor ecologice asemănătoare, cît mai ales faptului că fauna lor provine din cea a Mării Tethys, care în mezozoic și pînă spre mijlocul cenozoicului se întindea de pe actualul țărm vestic al Americii tropicale peste Atlantic, Mediterana și Asia vestică pînă în Indonezia, aproximativ în lungul ecuatorului din acea perioadă. În faunele celor trei regiuni și în cea a Mediteranei supraviețuiesc mulți taxoni originari din Tethys.

Regiunea nordică formează singură o supraregiune aparte, care cuprinde apele marine temperate și reci ale emisferei nordice. Ea reprezintă al doilea centru de evoluție pentru fauna marină litorală, după cel tropical. Cuprinde trei subregiuni : boreal-atlantică, boreal-pacifică

şi arctică. Fauna boreal-pacifică este cea mai bogată şi mai veche; cea boreal-atlantică este săracă şi provine din precedenta.

Regiunea mediterano-atlantică este o regiune de tranziţie, care cuprinde Mediterana şi coastele estice ale Atlanticului, din Anglia pînă la Capul Verde. Este o faună de amestec, atît cu specii de origine tropicală, rămase din Tethys, cît şi cu forme imigrate din Atlanticul boreal.

O serie de specii cu afinităţi evident indo-vest-pacifice, deci originare din Tethys, s-au găsit în Marea Neagră, majoritatea lor lipsind în partea vestică a Mediteranei. Fiind vorba de specii marine stenohaline, este foarte puţin verosimil să fi supravieţuit în Marea Neagră, care a suferit o îndulcire puternică în pliocen. Aceste specii au supravieţuit, desigur, în jumătatea estică a Mediteranei (pînă în prezent puţin cercetată), de unde au pătruns ulterior în Marea Neagră (R. Codreanu, 1961).

Suprareginnea sudică reprezintă al treilea centru de evoluţie pentru fauna marină litorală. Ea cuprinde patru regiuni: trei de climat temperat (regiunile sud-africană, sud-australiană-neozeelandeză şi peruvian-nord-chiliană) şi una de climat rece (regiunea Antarctică, ce înglobează coastele Patogoniei şi cele sudice din Chile). Există numeroase familii şi alţi taxoni superiori comuni tuturor acestor regiuni; în cele trei regiuni de climat temperat există şi numeroase specii endemice aparţinînd unor genuri de origine tropicală.

În cadrul faunei marine pelagice se distinge: o regiune tropicală (cu subregiunile indo-pacifică şi atlantică), una nordică şi una sudică; în cadrul celei abisale sînt patru regiuni: indo-pacifică, atlantică, antarctică şi arctică. Ultima adăposteşte fauna cea mai bine delimitată, ceea ce se explică prin perfecta izolare a bazinului central al Oceanului Arctic. Mediterana nu are o faună abisală propriu-zisă; puţinele specii care trăiesc în părţile adînci ale acestei mări sînt de origine litorală.

Rezultă din această scurtă trecere în revistă că regiunile zoogeografice marine sînt, spre deosebire de cele terestre, determinate în primul rînd ecologic şi mai puţin istoric.

CAPITOLUL 5

Rolul selecţiei şi competiţiei în răspîndirea taxonilor, formarea şi evoluţia faunelor

Ch. Darwin a arătat, în urmă cu peste un secol, că selecţia, ca rezultat al luptei intra- şi interspecifice, este factorul hotărîtor în mecanismul evoluţiei. Pe măsura abandonării de către naturalişti a concepţiilor lamarckiste şi a triumfului neodarvinismului, respectiv a impunerii concepţiei genetice, importanţa selecţiei este recunoscută de majoritatea biologilor. Faunele actuale fiind rezultatul unei evoluţii istorice, selecţia a jucat, în formarea lor, un rol esenţial. Una dintre principalele caracteristici ale evoluţiei lumii vii a fost înlocuirea succesivă a grupelor dominante prin grupe mai noi şi mai bine adaptate. Astfel amfibienii, grupul de vertebrate terestre dominant în carbonifer şi permian, au fost înlocuiţi în mezozoic de către reptile, iar acestea în cenozoic de mamifere; în mări s-au succedat, ca grupe dominante de vertebrate, agnatostomii, peştii cartilaginoşi, holosteii şi, în fine, teleosteenii [29]. Faptul este bine cunoscut în paleontologie.

Fenomenul se observă însă şi în fauna actuală şi chiar în mod pregnant, îmbrăcînd un aspect zoogeografic: unele grupe arhaice, înlocuite total sau parţial de alte grupe în cea mai mare parte a lumii, persistă şi chiar abundă în anumite regiuni în care ultimele grupe nu au pătruns. Ph. Darlington (1957) a sesizat foarte bine aceasta, constatînd că istoria răspîndirii vertebratelor terestre şi dulcicole a fost în primul rînd istoria expansiunii şi înlocuirii succesive a grupelor dominante.

Fenomenul a avut loc la diferite nivele: s-au substituit între ele clase, subclase, ordine etc. şi chiar mutante în cadrul aceleiaşi specii sau populaţii.

[29] Sînt şi autori care îşi pun problema dacă înlocuirea unui grup de animale prin altul ca grup dominant a fost cu adevărat totdeauna o urmare a competiţiei. Astfel s-a făcut observaţia că mamiferele au apărut în triasic, dar pînă în cretacic ele au rămas un grup neînsemnat, iar reptilele continuau să domine; abia la sfîrşitul cretacicului au ajuns să domine mamiferele, înlocuind reptilele ca grup dominant. S-ar pune deci întrebarea dacă regresul reptilelor s-a datorat într-adevăr concurenţei din partea mamiferelor sau a avut alte cauze, iar mamiferele s-au ptuut dezvolta în voie datorită faptului că au găsit nişele ecologice libere. La aceasta noi aducem contraargumentul că probabil abia în cretacic au apărut la mamifere acele caractere biologice care le-au făcut competitive faţă de reptile.

Înlocuirea unui grup nu a însemnat totdeauna, şi în orice caz nu de la început, o eliminare totală: s-a redus numărul de specii şi indivizi, a scăzut importanţa grupului în ansamblul faunei etc., dar anumite specii au continuat să supravieţuiască, chiar să prospere şi să evolueze; există şi azi destul de multe specii de amfibieni şi reptile, clase de vertebrate care au fost înlocuite de mult ca grupe dominante.

Ph. Darlington (1957) constată că grupele dominante de vertebrate au o *răspîndire radiativă*: pornind de la un centru de răspîndire, în care sînt concentrae cele mai multe specii, numărul acestora descreşte spre periferie; tendinţa acestor grupe este de a se extinde pe tot globul. În contrast cu grupele dominante, cele nedominante au în genere o *răspîndire zonală*, limitată fie la zona tropicală, fie la cea temperată nordică.

În cadrul mamiferelor, competiţia a avut loc în primul rînd între cele trei subclase. Cea mai primitivă, monotremele, este răspîndită numai în Australia; ea a fost probabil mult mai larg răspîndită, dar lipseşte documentaţia paleontologică. A doua subclasă, marsupialele, este cunoscută în stare fosilă în Europa şi în cele două Americi şi a trăit foarte probabil şi în Asia (poate chiar şi în Africa). Grupul a dispărut în Eurasia, un număr redus de specii supravieţuiesc în cele două Americi (mai multe în cea de Sud), dar el este bogat reprezentat în specii şi bine diversificat numai în Australia, unde cea mai modernă subclasă, placentarele, lipseşte sau a ajuns foarte recent, fiind introdusă de om. Pătrunderea placentarelor în Australia a marcat începutul regresiei marsupialelor. Astfel, cîinele dingo, introdus de băştinaşii australieni şi sălbăticit, a cauzat dispariţia de pe continent a lupului marsupial (*Thylacinus*), care persistă numai în Tasmania, unde dingo n-a pătruns; introducerea de către coloniştii albi a oilor, iepurilor etc. a determinat în multe regiuni regresia sau chiar dispariţia marsupialelor erbivore (canguri etc.).

În cadrul mamiferelor placentare se remarcă dispariţia grupelor autohtone de ungulate în America de Sud o dată cu pătrunderea în pliocen a grupelor moderne nord-americane, supravieţuirea familiilor primitive de insectivore (înrudite cu forme cenozoice) numai în Antile (*Solenodontidae*), insula Madagascar (*Tenrecidae*), vestul Africii (*Potamogalidae*) şi extremitatea sudică a Africii (*Chrysochloridae*) şi, în fine, abundenţa şi puternica diversificare în Madagascar a lemurienilor, un grup vechi de primate, bine reprezentat în fauna eocenă a emisferei nordice (puţini lemurieni supravieţuiesc şi în Africa şi Asia tropicală, dar abundenţi sînt numai în Madagascar).

Fenomenul este mai puţin marcat în lumea păsărilor. Existenţa pînă în zilele noastre sau pînă într-o perioadă istorică apropiată a păsărilor de talie mare şi aptere în insule (Madagascar, Noua Zeelandă) şi la extremităţile sudice ale continentelor este pusă în legătură cu absenţa sau raritatea în aceste ţinuturi a mamiferelor răpitoare.

În cadrul reptilelor se remarcă supravieţuirea ulimului rincocefal, *Sphenodon punctatum*, în Noua Zeelandă (în mezozoic, grupul era răspîndit

pe tot globul) şi a iguanidelor în America de Sud, Madagascar şi Fidgi (am arătat de mai multe ori că în Asia şi Africa ele au fost înlocuite de agamide). Grupul actual dominant de reptile este familia *Colubridae*, răspîndită în toată lumea, dar slab reprezentată în Australia; ea pare să se fi substituit parțial elapidelor, răspîndite şi ele în toate continentele, cu maximul de abundență în Australia (aici colubridele au pătruns desigur recent, n-au avut timp nici să se diferențieze, nici să se substituie elapidelor). Dintre colubride, genurile cele mai primitive se întîlnesc în America de Sud şi în insula Madagascar, cele mai evoluate în sudul Asiei şi estul Americii de Nord, ceea ce indică un fenomen de competiție între genurile familiei şi de substituire a celor primitive (Ph. Darlington, 1957).

În ceea ce priveşte amfibienii, semnalăm arealul relictar al celei mai arhaice familii de anure, leiopelmidele: genul *Leiopelma* cu 3 specii trăieşte în Noua Zeelandă (ca unic reprezentant al clasei), iar *Ascaphus* (o specie, 3 subspecii), în torenții din vestul Americii de Nord. Familia evoluată *Ranidae* are o răspîndire radiativă (fig. 30): majoritatea genurilor sînt concentrate în părțile tropicale ale Asiei şi Africii, iar cel mai expansiv gen, *Rana* (broaştele de baltă şi cele brune de pădure), este răspîndit în întreaga Asie, Europa, Africa şi chiar Noua Guinee şi nordul Australiei, apoi în America de Nord şi în nordul celei de Sud (este evident că în acest ultim continent, ca şi în Australia, genul a pătruns recent dinspre nord şi n-a avut încă timp să se răspîndească). Alte trei familii de anure, între care bufonidele, au acelaşi tip de distribuție, cu maximul de diversificare în părțile tropicale ale Lumii vechi (Ph. Darlington, 1957). Din contră, familia *Hylidae* (brotăceii) are maximul de diversificare în America de Sud şi în Australia (fig. 31), singur genul *Hyla* trăind în zona temperată nordică. Ph. Darlington presupune că cele două centre de radiere ale familiei, Australia şi America de Sud, sînt secundare şi că familia a avut alt centru primar de radiere. Hilidele fiind broaşte arboricole, se poate presupune că ele provin tot din părțile tropicale ale Asiei, unde au fost înlocuite de altă familie arboricolă, *Rhacophoridae*; ele au putut să supraviețuiască şi să se diferențieze în America de Sud şi Australia tocmai fiindcă acolo n-a pătruns ultima familie.

Numeroase exemple se pot aduce şi din lumea nevertebratelor terestre. Este îndeosebi cazul dificil al grupelor de animale (familii, subfamilii etc.) răspîndite în continentele sudice, îndeosebi la extremitățile lor reci (sudul Americii de Sud, Australia, Noua Zeelandă, parțial sudul Africii). Unii partizani ai teoriei punților continentale şi îndeosebi a translației continentelor cred că răspîndirea acestor taxoni s-a făcut grație vechiului contact direct dintre continentele sudice. Alții, îndeosebi, dintre partizanii permanenței continentelor, cred că taxonii respectivi au fost răspîndiți pe majoritatea globului, dispărînd în zona nordică şi în cea tropicală datorită concurenței unor taxoni mai competitivi. În favoarea acestui punct de vedere a adus recent argumente Ph. Dar-



Fig. 30. — Arealul familiei *Ranidae* (după I. F u h n, 1960).

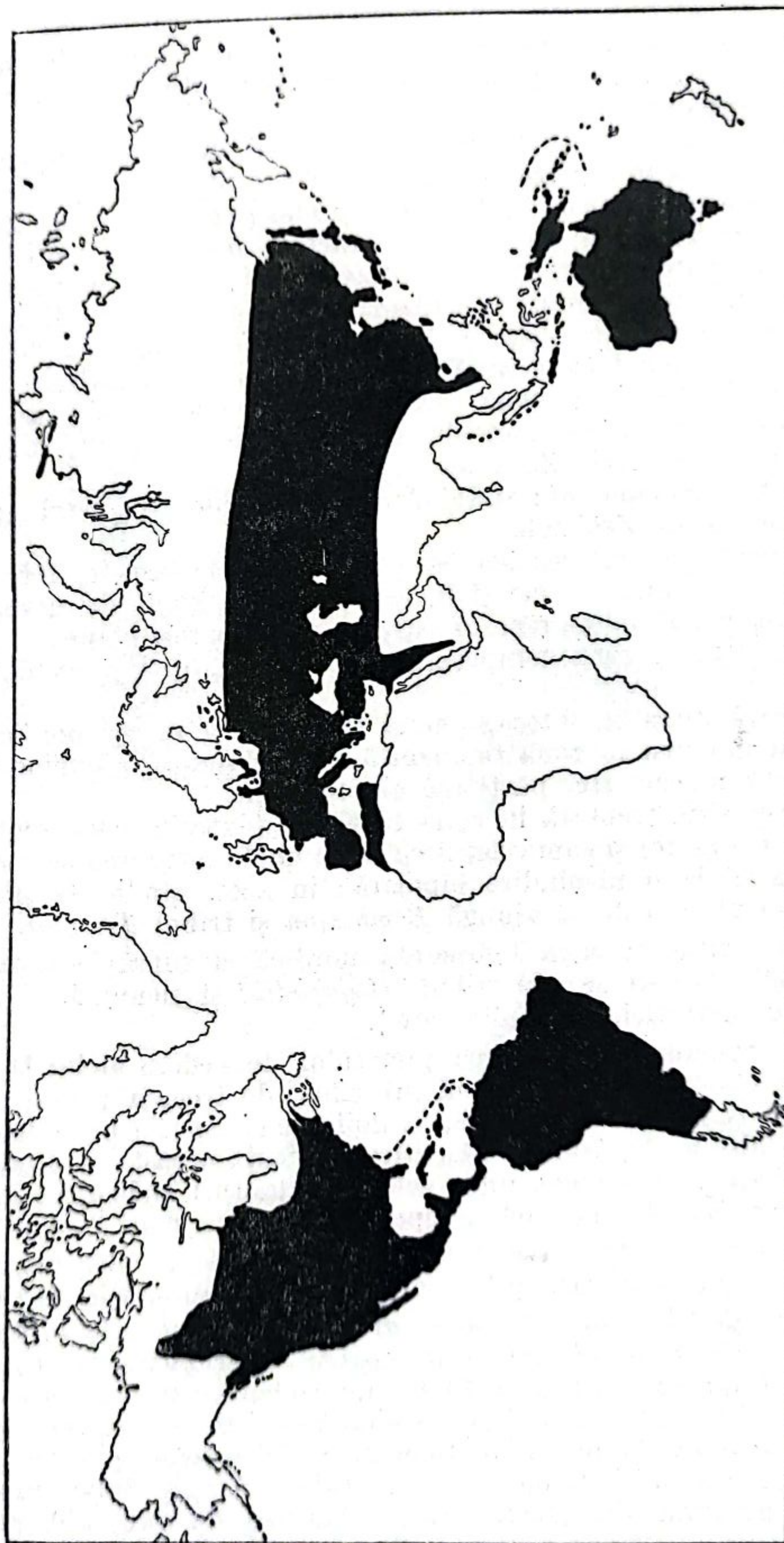


Fig. 31. — Arealul familiei *Hylidae* (după I. F u h n, 1960).

lington (1965), care compară răspîndirea a trei grupe de coleoptere carabide, constatînd la fiecare alt tip de distribuție, ce ar corespunde unor stadii succesive:

1. Genul *Bembidion*; foarte multe specii în zona temperată nordică, foarte puține în cea tropicală, ceva mai multe în părțile temperate ale Americii de Sud, puține în Australia și mai puține în Noua Zeelandă.

2. Tribul *Trechini*; în zonele temperate nordică și sudică, foarte puține specii (toate aripate) în cea tropicală. Dintre cele două subtriburi principalele nearipate, unul este răspîndit în emisfera nordică și Noua Zeelandă, al doilea are o specie cavernicolă în Spania, iar toate celelalte genuri și specii trăiesc în America de Sud și Australia.

3. Tribul *Broscini*; zona subtropicală nordică și cea sudică, lipsind în cea tropicală și îndeosebi părțile sudice reci ale Americii de Sud, Australiei și Noii Zeelande.

4. Tribul *Migapodini*; sudul Americii de Sud, sud-estul Australiei și Tasmaniei, Noua Zeelandă.

Comparînd răspîndirea acestor patru grupe de insecte, Ph. Darlington conchide că ele și în genere toți taxonii de nevertebrate comune ținuturilor sudice reci au parcurs următoarele etape:

a. Apariția în zona temperată nordică sau, mai probabil, în cea tropicală.

b. Răspîndirea în întreaga zonă tropicală și în cea nordică.

c. Pătrunderea în zona temperată și rece sudică, ajungînd pe cale independentă în cele trei părți ale acestei zone.

d. Dispariția treptată în zona tropicală (datorită concurenței unor grupe nou evoluate) și supraviețuirea în ambele zone temperate, ajungîndu-se astfel la o răspîndire bipolară; în acest stadiu se află tribul *Broscini* și sînt pe cale să ajungă *Bembidion* și tribul *Trechini*.

e. Dispariția în zona temperată nordică și supraviețuirea în cea sudică (stadiu în care se află tribul *Migapodini* și nenumărați alți taxoni circumantarctici, pansudici etc.).

Un argument în favoarea punctului de vedere al lui Darlington este răspîndirea celor două subtriburi de trechini: unul pe emisfera nordică și în Noua Zeelandă, la doilea cu o specie pe emisfera nordică și celelalte în Australia și America de Sud; aceasta este un indiciu că răspîndirea nu s-a făcut între cele trei ținuturi sudice, ci că fiecare din ele a fost populat în mod independent dinspre nord.

Concurența dintre diverși taxoni și înlocuirea celor arhaici prin alții mai bine adaptați sînt și mai evidente între animalele de apă dulce.

Dintre peștii primar-dulcicoli, grupul dominant este incontestabil superordinul *Ostariophysi*. Dintre cele patru subgrupe ale acestuia, siluriformele sînt reprezentate prin 13 familii endemice în America de Sud, 3 în Africa, 9 în sudul Asiei (puține ajungînd și în părțile temperate ale Eurasiei, iar unica familie nord-americană, *Ictaluridae*, provine din strămoși asiatici); 3 sînt comune Asiei tropicale și Africii. Subordinul *Characoidei* are maximul de diferențiere în America de Sud, ajungînd și în

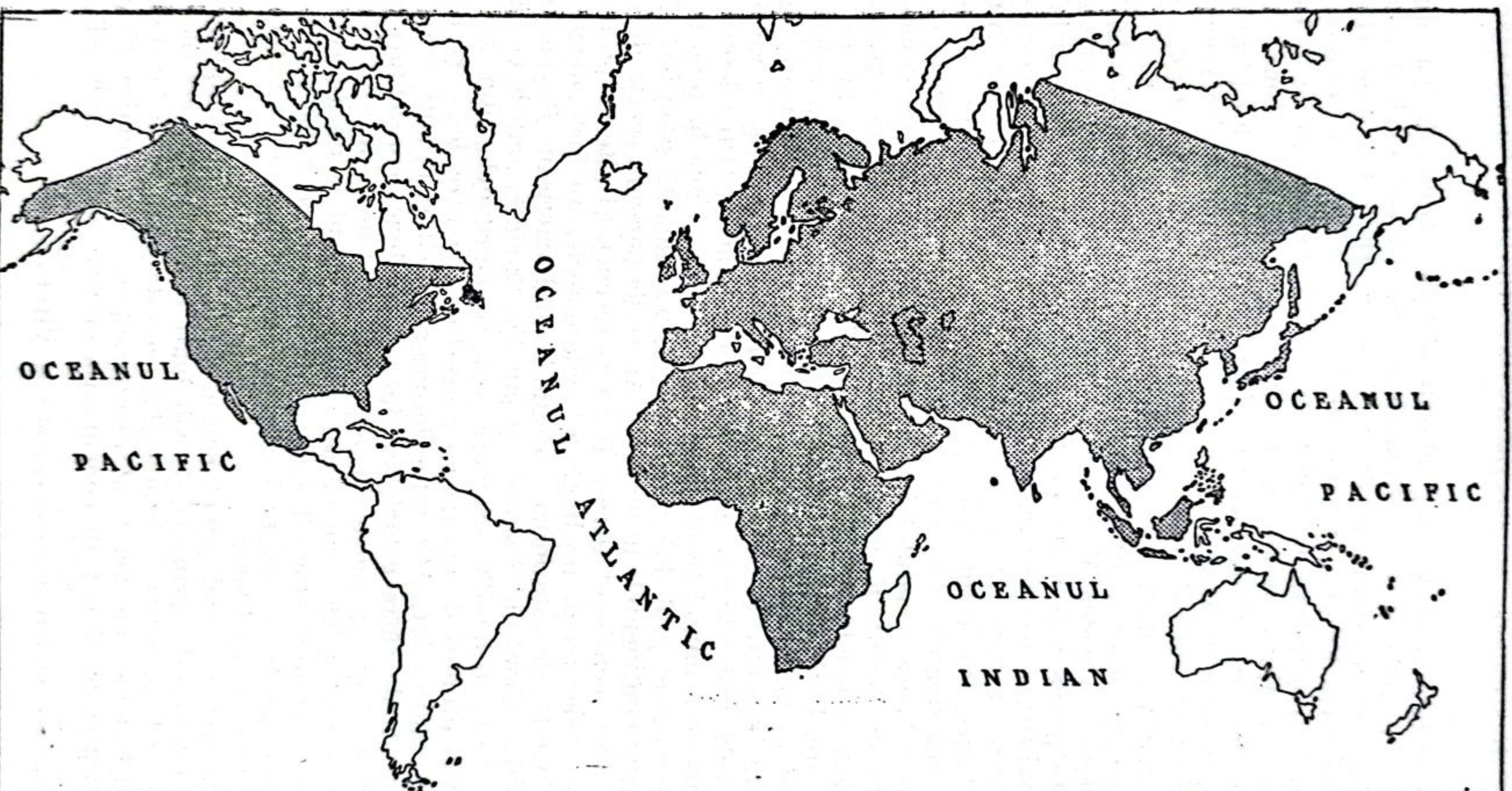


Fig. 32. — Arealul familiei *Cyprinidae* (după T. Regan, din P. Bănărescu, 1964).

America Centrală și în Africa; subordinul *Gymnotoidei*, derivat din precedentul, este sud- și central-american, iar cel mai evoluat subordin, *Cyprinoidei*, are maximul de diversificare în sud-estul Asiei (fig. 32), trăind în întreaga Eurasie, America de Nord și Africa (aici el este reprezentat prin forme îndeaproape înrudite cu cele sud-asiatice); în Europa, ciprinoideii au ajuns în eocen, în America de Nord primul val de migrațiune (familia *Catostomidae*) tot în eocen, iar al doilea (*Cyprinidae*) în miocen, pe cînd în Africa ciprinoideii au pătruns la sfîrșitul miocenului.

Ostariofizii sînt deci un exemplu clasic de grup care a radiat din două centre: America de Sud (*Characoidei* și *Siluriformes*) și Asia sud-estică (*Cyprinoidei*), întinzîndu-se pe tot globul, afară de Australia, Noua Zeelandă și insula Madagascar. În expansiunea lor, ei au înlocuit parțial alte grupe mai vechi de teleosteeni, dintre care principalul este superordinul *Osteoglossomorpha*, ce conține 6 familii (cea mai arhaică, *Osteoglossidae*, este reprezentată prin cîte 1—2 genuri monotipice în America de Sud, Africa, sud-estul Asiei și Australia de nord; alte trei familii, între care una singură bogată în specii, sînt endemice în Africa; o familie trăiește în Africa și sudul Asiei, iar ultima, *Hiodontidae*, cu două specii, în America de Nord). Este foarte probabil că, înainte de expansiunea ostariofizilor, osteoglosomorfele reprezentau grupul doinant de pești dulcicoli, care, la rînul său, a înlocuit alte grupe mai vechi, desigur dintre holostei (ganoizii osoși). Ph. Darlington (1957) este de părere că, spre deosebire de grupele dominante și expansive, cu răspîndire radiantă, cele nedominante au o răspîndire zonală. Osteoglosomorfele, care, alături de 5 familii tropicale (sudice), conțin și una în zona nordică temperată, au avut probabil și ele o răspîndire radiantă și au fost distribuite în toate continentele în afară de Australia (singura specie de osteoglosid din acest continent pare a fi ajuns recent). Și alte grupe primar-dulcicole de teleosteeni, pe lîngă osteoglosomorfe, au fost concurate și parțial înlocuite de ostariofizi: orîdinul nord-american *Percopsiformes* (cu 3 familii), subordinul *Esocoidei* și familia *Percidae*, ambele cu răspîndire holarctică; 6 familii originare (ca și ciprinidele) din sud-estul Asiei par a fi profitat de expansiunea acestora, pe care le-au și întovărășit în răspîndirea lor. Atît osteoglosomorfele, cît și ceilalți taxoni de pești concurați de către ostariofizi sînt relativ bine reprezentați numai în America de Nord și îndeosebi în Africa, continente în care ostariofizii (îndeosebi ciprinidele) au pătruns relativ recent și nu au avut încă timp să se diversifice bine. Tocmai raritatea ostariofizilor a permis ca în aceste continente să supraviețuiască taxonii arhaici de teleosteni (P. Bănărescu, 1968).

O competiție avînd drept consecință o răspîndire complementară are loc și între peștii primar-dulcicoli luați în ansamblu, cei secundar-dulcicoli și cei periferici [80]. Principalul grup de pești secundar-dulcicoli, ciprinodontiformele, au maximul de diferențiere în America Centrală, unde lipsiți pînă în pliocen de concurența peștilor primar-dulcicoli, s-au

[80] Asupra acestor termeni, vezi capitolul al VIII-lea.

diferenţiat în cîteva familii şi numeroase genuri şi specii. De aici, ei s-au răspîndit în cele două Americi, Africa, sudul Europei şi, în număr mic de specii, în sudul şi estul Asiei. În toate aceste continente, numărul ciprinodontizilor rămîne relativ mic şi ei trăiesc îndeosebi în habitaturi extreme : ape salmastre sublitorale, lacuri interioare cu chimism special etc. În America Centrală, pătrunderea în pliocen a peştilor primar-dulcicoli pare a fi determinat un început de regres al ciprinodontiformelor (G. S. Myers, 1966).

Peştii dulcicoli periferici (de origine marină) se întîlnesc pe tot globul, dar în continentele în care numărul speciilor primar-dulcicole este mare proporţia celor periferici este neînsemnată, sub 10%. Singurele regiuni continentale în care peştii periferici se întîlnesc într-o proporţie însemnată, ajungînd să depăşească pe cei primar-dulcicoli, sînt Siberia (17 specii primar-dulcicole, 31 periferice — L. S. Berg, 1948—1949), părţile arctice ale Americii de Nord şi extremitatea rece a Americii de Sud. Dar în Siberia şi nordul Americii trăia în preglacial o faună de peşti primar-dulcicoli bogată. În America Centrală, unde peştii primar-dulcicoli sînt puţin numeroşi (104 specii) şi relativ recent pătrunşi, iar cei secundar-dulcicoli în număr de 139 de specii, ihtiofauna este dominată de cei periferici, în număr de 187 de specii (R. R. Miller, 1966). În Australia, unde există doar doi peşti primar- şi nici unul secundar-dulcicol, ihtiofauna constă aproape exclusiv din forme periferice (circa 180 de specii — G. P. Whitley, 1959). În Madagascar lipsesc peştii primar-dulcicoli, există 10 specii secundar-dulcicole, 21 periferice complet adaptate la apa dulce şi 58 eurihaline (J. Pellegrin, 1933); ulterior s-au mai semnalat unele specii, dar tabloul general rămîne acelaşi. În Noua Zeelandă şi în insulele Indoneziei la est de linia lui Wallace (Lombok, Sulawesi etc.), ihtiofauna dulcicolă constă exclusiv din specii periferice cu un foarte slab aport de peşti secundar-dulcicoli în Sulawesi. Ihtiofauna insulelor Antile este dominată de peşti dulcicoli periferici, existînd şi mulţi secundar-, dar de loc primar-dulcicoli.

Această trecere în revistă arată că peştii dulcicoli periferici se întîlnesc pe tot globul, deci pot trăi oriunde, dar dezvoltarea lor puternică este împiedicată de concurenţa celor primar-dulcicoli, mai bine adaptaţi. Numai în regiunile în care peştii primar-dulcicoli lipsesc sau sînt foarte rari, fie că n-au putut pătrunde (Australia şi insulele ce n-au avut legături suficient de largi cu continentele), fie că au dispărut ori s-au rărit datorită înrăutăţirii climei (Siberia, America arctică, probabil extremitatea Americii de Sud), cei periferici pot să se dezvolte puternic. Regiunea în care ambele grupe sînt bine reprezentate o constituie Malacca şi Indonezia vestică (Sumatra, Kalimantan, Java), dar şi aici cei primar-dulcicoli domină, iar cei periferici, deşi mai numeroşi decît în Europa etc., sînt mai puţini decît în Indonezia estică, lipsită de peşti primar-dulcicoli.

Efectele competiţiei sînt evidente în distribuţia crustaceelor decapode de apă dulce. Din cele două familii de raci dulcicoli, astacidele

sînt răspîndite în zona temperată nordică (America de Nord, unde pătrund puțin și în zona subtropicală, Europa, nordul Asiei estice), iar parastacidele pe continentele sudice (Australia, jumătatea meridională a Americii de Sud, insula Madagascar, Noua Zeelandă) (fig. 33). Ultima familie are deci o răspîndire gondwaniană și se pune problema cauzei pentru care lipsește în Africa (chiar și în India). Explicația este concurența pe care o suferă ambele familii de raci dulcicoli din partea crabilor de apă dulce (*Potamonidae*) și a crevetelor de apă dulce (*Atyidae*, *Palaemonidae*), care abundă în zona tropicală a ambelor emisfere, dar nu suportă o climă rece. Prezența crabilor și a crevetelor în apele dulci tropicale este cauza pentru care astacidele nu s-au putut extinde în Africa, Asia vestică și cea estică (aici genul de astacid *Cambaroides* trăiește în fluviul Amur, iar imediat la sud, în Huanhe, se întîlnesc crabi); numai genul cel competitiv de astacide, *Cambarus*, a rezistat concurenței crabilor, trăind în zona subtropicală din Mexic. Concurența din partea crabilor și a crevetelor a determinat dispariția parastacidelor nu numai din Africa și India, dar și din jumătatea nordică a Americii de Sud. În schimb, în insula Madagascar și Australia, crabii și crevetele de apă dulce sînt puțin numeroși și recent pătrunși, ceea ce a permis supraviețuirea parastacidelor chiar în zona tropicală (este de remarcat abundența parastacidelor în Australia, unde puținii crabi se întîlnesc doar în extremitatea nordică — H. Balss, 1957).

Marea deosebire în modul în care se manifestă competiția în cadrul peștilor și al decapodelor dulcicole este că între pești cei mai competitivi sînt cei primar-dulcicoli, pe cînd între decapode crabii și crevetele secundar-dulcicole sînt grupe mai competitive decît racii primar-dulcicoli, pe care i-au eliminat din zona tropicală și tind chiar să-i împingă spre extremitățile reci ale continentelor.

Efectul competiției se observă și în răspîndirea celor două subfamilii de astacide: subfamilia mai primitivă, *Astacinae*, este răspîndită în nordul Asiei estice, Europa și vestul Americii de Nord, iar subfamilia mai evoluată și mult mai bogată în specii, *Cambarinae*, în bazinul Mississippi și estul Americii de Nord. Înrudirea apropiată dintre genul european *Astacus* și cel vest-nord-american *Pacifastacus* de astacine nu se explică decît admițînd că în trecut subfamilia avea un areal continuu, trăind și în estul Americii de Nord, unde a fost ulterior înlocuită de subfamilia *Cambarinae* [31]. Caracterul competitiv al cambarinelor este dovedit și de faptul, deja amintit, că sînt singurii raci de apă dulce care ajung și în zona subtropicală (în Mexic), rezistînd parțial concurenței crabilor.

[31] La prima vedere s-ar părea că mai este o explicație: astacinele s-ar fi răspîndit prin Asia estică (unde ele actualmente există), istmul Bering și Alaska pînă în vestul Americii. Nu putem însă admite aceasta deoarece fauna dulcicolă est-asiatică este limitată la nord de Munții Iablonoi-Stanovoi, dincolo de care trăiește o faună siberiană (în trecut euro-siberiană) ce ajunge în extremitatea nord-estică a Asiei, iar fauna dulcicolă vest-nord-americană nu ajunge nici ea pînă în Alaska, unde trăiește o faună arcto-americană, mai înrudită cu cea est-nord-americană (P. Bănărescu, 1960).

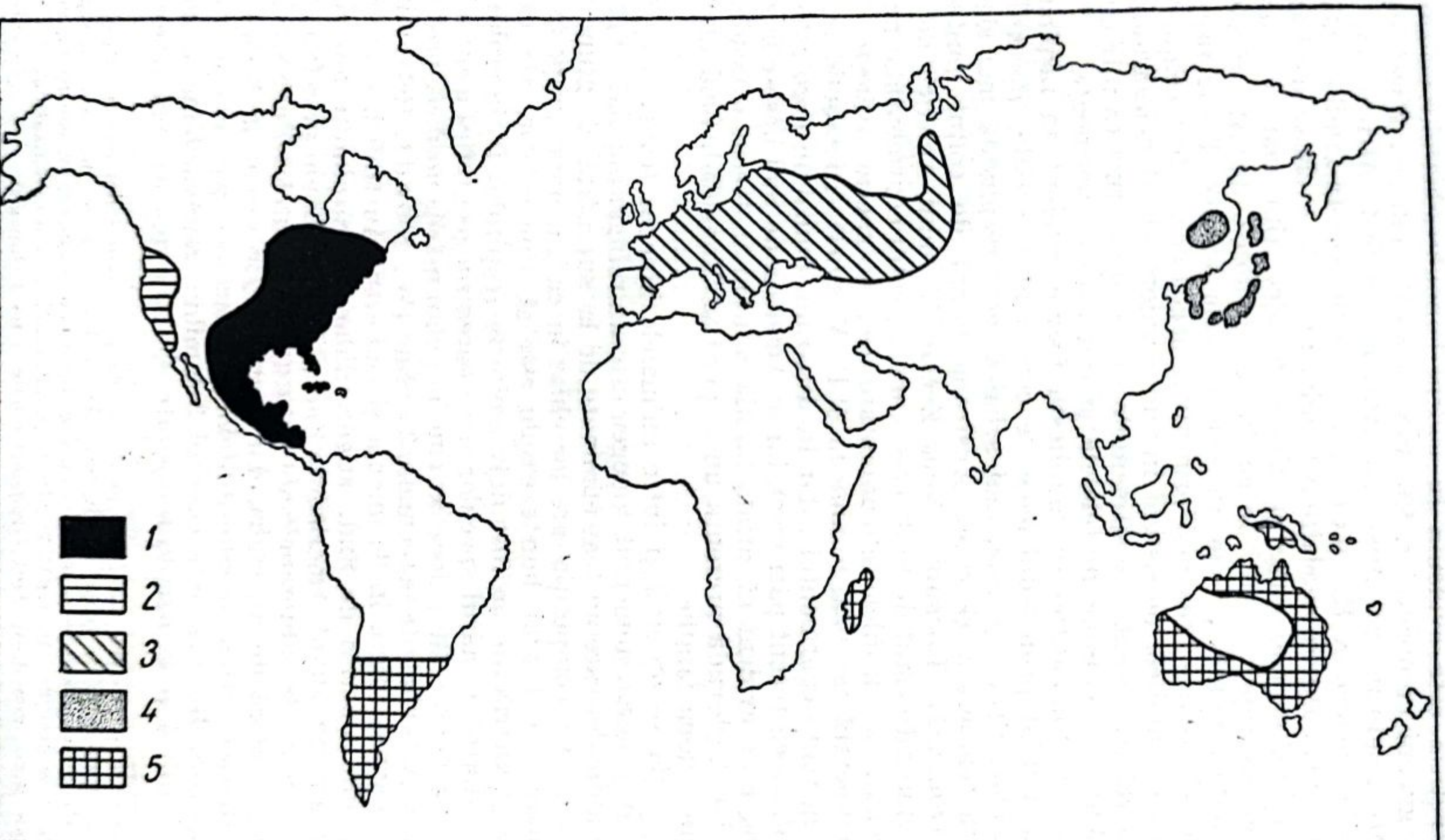


Fig. 33. — Răspîndirea racilor de apă dulce. Fam. *Astacidae* 1—4 (*1* = subfam. *Cambarinae*, *2*—*4* = subfam. *Astacinae* : *2*, *Pacifastacus* ; *3*, *Astacus* ; *4*, *Cambaroides*) ; *5*, fam. *Parastacidae* (orig.).

Competiţia este evidentă în cadrul lamelibranhiatelor primar-dulcicole din grupul unionaceelor. Cea mai primitivă familie, *Mutelidae*, are o răspîndire gondwaniană (Australia, America de Sud, Africa), dar unele genuri fosile, incluse de H. Modell (1964) în această familie, trăiau în emisfera nordică. Dintre celelalte 3 familii, una este exclusiv nord-americană, iar celelalte, *Unionidae* şi *Margaritanidae*, sînt mai ales nordice, dar au şi cîţiva reprezentanţi în continentele sudice. Această răspîndire arată că toate familiile provin din continentele nordice şi s-au răspîndit ulterior în cele sudice; cea mai primitivă, *Mutelidae*, a fost complet eliminată în cele nordice, persistînd în sud; unionidele şi margaritanidele au pătruns relativ recent în continentele sudice şi ar urma ca într-un viitor îndepărtat să elimine mutelidele şi din aceste continente.

Efectul competiţiei se manifestă foarte evident în răspîndirea celor două familii primar-dulcicole de copepode calanoide, *Boeckellidae* şi *Diaptomidae*. Prima familie, mai arhaică, este răspîndită mai ales în zona sudică temperată şi rece: Australia (afară de colţul nord-estic de climă tropicală), Tasmania, Noua Zeelandă, sudul Americii de Sud (în Anzi avansînd destul de mult spre nord, în estul continentului numai în Patagonia) şi insulele circumantarctice; o specie trăieşte însă în zona temperată nordică, anume în R.P. Mongolă. Diaptomidele sînt răspîndite în toate continentele, dar în Australia numai în nord-est (aici trăiesc două specii recent pătrunse), iar în America de Sud lipsesc în zona sudică rece. Este evident că prima familie a avut în trecut o răspîndire mult mai largă (dovadă prezenţa unei specii în Mongolia), fiind ulterior înlocuită de a doua familie.

Competiţia se observă şi între animalele hipogee (cavernicole, freatice etc.). În general, domeniul hipogeu este un refugiu populat de grupe arhaice de animale, care au fost eliminate de la suprafaţă de grupe mai competitive[32]. Dar competiţia are loc chiar în cadrul unor grupe în totalitate hipogee. Cel mai bun exemplu este al sincaridelor, ale căror sistematică şi distribuţie au fost deja amintite (capitolul I), în problema dependenţei dintre numărul speciilor şi valoarea zoogeografică a grupelor. Sincaridele se cunosc din paleozoic, cînd populau mările nordice, probabil şi cele sudice. Actualmente se recunosc 3 ordine (W. Noodt, 1964): anaspidaceele, parţial epigee în Tasmania şi sud-estul Australiei, cunoscute ca fosile şi din America de Sud, stigocardidaceele, răspîndite numai în apele subterane din sudul Americii de Sud şi Noii Zeelande şi, în fine, batinelaceele, din apele subterane[33] ale tuturor continentelor (inclusiv Madagascarul), în afară de Australia, dar găsite foarte recent în Noua Zeelandă. În stadiul actual al cunoştinţelor, sincaridele par a lipsi total în mediul marin. Batinelaceele cuprind 3 familii: *Bathynellidae* în zona temperată nordică şi în părţile temperate ale Americii de Sud, *Paraba-*

[32] Refugierea în hipogeu s-a făcut parţial şi datorită unor schimbări climatice: răcirea cuaternară (pentru unele grupe relativ termofile de animale a fost mai uşor să supravieţuiască în medii subterane, permanent reci, dar totuşi cu temperatură constantă, decît la suprafaţă, expuse gerurilor de iarnă), încălzirea postglacială, aridizarea climatului.

[33] Singur genul monotipic *Balkalobathynella* pare a nu fi hipogeu.

thynellidae în întreaga zonă tropicală şi subtropicală, *Leptobatynellidae* în America de Sud (fig. 34). Asupra apartenenţei formelor din Noua Zeelandă lipsesc deocamdată date precise.

Din răspîndirea actuală şi trecută a sincaridelor reies următoarele fenomene datorate competiţiei.

1. Eliminarea grupului din mări şi refugierea lui în apele dulci.

2. Eliminarea sincaridelor din apele epigee ale tuturor continentelor, în afară de Australia, unde anaspidaceele sînt mai mult epigee.

3. Supravieţuirea celui mai arhaic ordin în Australia, al următorului ca vechime în America de Sud şi Noua Zeelandă şi apariţia ordinului mai evoluat al batinelaceelor în megagea, de unde el a pătruns şi în America de Sud şi Noua Zeelandă, nu însă în Australia. Pătrunderea acestui ordin în Australia ar putea avea ca rezultat eliminarea anaspidaceelor.

4. Răspîndirea discontinuă a familiei *Bathynellidae* în zona temperată nordică şi sudul Americii de Sud; sîntem de acord cu Noodt (1964) că această discontinuitate se explică prin înlocuirea familiei în zona tropicală de către familia mai modernă, *Parabathynellidae*.

Exemple de repartiţii actuale care să reflecte efectele competiţiei se pot găsi şi în fauna marină litorală. Credem că unele dintre cazurile de răspîndire bipolară se datoresc dispariţiei grupului respectiv în zona tropicală, în urma concurenţei unor grupe mai bine adaptate. Dar îndeosebi fauna abisală conţine grupe arhaice, eliminate din apele litorale; amintim numai două asemenea grupe, a căror descoperire recentă a produs o adevărată senzaţie: pogonoforele şi moluştele monoplacofore (genul *Neopilina*).

Din cele expuse reiese că există taxoni în regres, învinşi în lupta pentru existenţă, şi taxoni în progres, care înving; pentru ultimii, termenul cel mai potrivit, deşi insuficient încetăţenit în limba română, este *competitivi*. Unii autori de limbă engleză folosesc termenul agresivi pentru taxonii competitivi care au totodată posibilitatea de a-şi extinde arealul destul de repede. Însă unele dintre cele mai importante grupe de animale continentale competitive, mamiferele terestre (afară de muride) şi ostariofizii, sînt lipsite de posibilitatea unei răspîndiri peste braţe marine, chiar înguste.

Competiţia are loc nu numai între taxoni, ci şi între faune (în sens geografic), avînd în acest caz un caracter evident statistic. Aşa, de exemplu, o dată cu stabilirea în pliocen a contactului dintre cele două Americi, faunele respective s-au întrepătruns; 14 familii nord-americane de mamifere au pătruns în America de Sud, unele pînă la extremitatea meridională a continentului, iar pătrunderea lor a determinat dispariţia a destul de multe familii sud-americane; dar şi 4 familii sud-americane de mamifere au pătruns în America de nord, fără a depăşi însă centrul continentului şi nici nu au determinat dispariţia vreunei familii autohtone. Deci fauna de mamifere a Americii de Nord în ansamblu s-a dovedit mai competitivă decît cea a Americii de Sud (notăm că ambele constau din placentare).

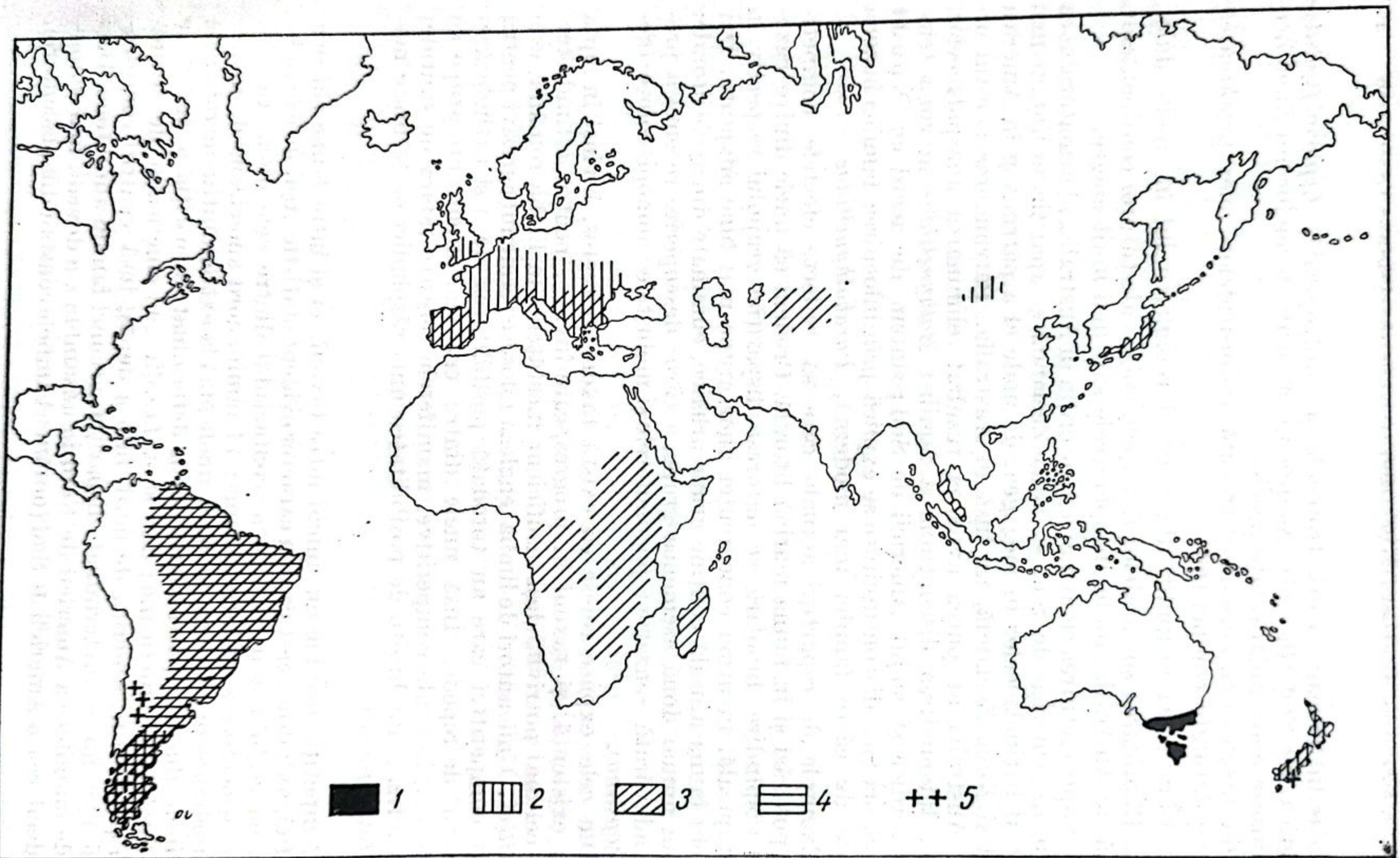


Fig. — 34. Răspîndirea actuală a sincaridelor. *1*, Ord. *Anaspidacea*; *2 — 4*, ord. *Bathynellacea*; (*2* = *Bathynellidae*; *3* = *Parabathynellidæ*; *4* = *Leptobathynellidae*); *5*, Ord. *Stygocaridacea*; (după W. N o o d t, 1964, modificat).

Se pune problema de a determina continentele sau regiunile a căror faună în ansamblu (sau în majoritate) este competitivă și cele a căror faună este în general învinsă.

Din numeroasele exemple menționate anterior se disting următoarele regiuni ale căror faune sînt în general învinse:

— Australia, care adăpostește, de exemplu, marsupiale (în restul lumii au fost eliminate de placentare), apoi parastacide, mutelide, anaspidacee etc. și în care nu au pătruns de loc ostariofizi și aproape de loc placentare și crabi dulcicoli;

— Noua Zeelandă, în care supraviețuiește cel mai arhaic reptil (*Sphenodon punctatum*), unul dintre cei mai primitivi amfibieni (*Leiopelma*), apoi păsări aptere gigantice, parastacide etc. și în care n-au pătruns de loc mamifere terestre, pești primar-dulcicoli, nici o serie de familii de amfibieni, reptile etc.;

— Madagascarul, în care de asemenea supraviețuiesc parastacide apoi iguanide și unele grupe primitive de mamifere placentare (lemurieni și familia *Tenrecidae*) și în care nu au pătruns o serie de familii moderne de mamifere, nici agamide, nici pești primar-dulcicoli;

— America de Sud, a cărei faună autohtonă de placentare s-a dovedit mai puțin competitivă decît cea nord-americană; în America de Sud supraviețuiesc marsupiale, parastacide, iguanide, mutelide; n-au pătruns unele familii moderne de mamifere (de exemplu bovidele), nici unionidele sau ciprinidele (în schimb, alți pești ostariofizi, caracoideii, au maximul de diversificare în acest continent și s-au dovedit destul de competitivi, eliminînd majoritatea osteoglosomorfelor).

Africa însăși aparține parțial regiunilor a căror faună este învinsă, fiind treptat sau succesiv înlocuită de elemente venite din alte continente. Astfel, în Africa supraviețuiesc mai mulți reprezentanți ai grupului arhaic de pești *Osteoglosomorfa*, precum și alte cîteva familii primitive de pești; de asemenea, supraviețuiesc mutelidele. În schimb, în Africa lipsesc (respectiv au dispărut) marsupialele, parastacidele, iguanidele etc. și există grupe competitive, ca majoritatea familiilor moderne de mamifere (familia dominantă a bovidelor are chiar maximul de diferențiere în acest continent), agamidele, crabii de apă dulce, ciprinidele etc. Documentele paleontologice arată că unele grupe competitive de animale au pătruns recent în Africa (de exemplu ciprinidele, antilopele care aparțin bovidelor); supraviețuirea în Africa a mutelidelor arată că și unionidele au pătruns relativ recent.

Comparația ansamblului faunei Africii cu cea a celorlalte patru continente sau insule mari în care au supraviețuit taxoni arhaici, precum și cu cea a restului lumii, arată că în Africa pătrunderea grupelor competitive și eliminarea celor arhaice au loc în mod activ. Unele grupe arhaice (iguanide, parastacide) au fost complet eliminate în Africa, altele sînt în curs de eliminare (osteoglosidele, mutelidele). Faptul că eliminarea grupelor arhaice și pătrunderea celor moderne sînt într-un stadiu mai avansat în Africa decît în celelalte patru regiuni sudice se explică prin

situația geografică a Africii, în care pot pătrunde fauna europeană și cea asiatică (pînă la formarea, foarte recentă, a Mării Roșii, pătrunderea faunei asiatice se făcea mult mai ușor decît actualmente). Din contră, Australia și Noua Zeelandă sînt total izolate de restul lumii, iar izolarea lor este veche; insula Madagascar este și ea izolată, dar mai recent; America de Sud a fost izolată de restul lumii pînă în pliocen; legătura actuală cu America de Nord este recentă și se face pe un istm îngust, ceea ce limitează schimburile faunistice, îndeosebi ale faunei primar-dulcicole.

Dacă cele cinci continente, respectiv insule mari menționate mai sus (în mai mică măsură Africa), reprezintă zona conservatoare a lumii, în care supraviețuiesc grupele arhaice de animale, iar pătrunderea grupelor moderne se face cu întîrziere (Africa și îndeosebi America de Sud și Madagascarul) sau aproape de loc (Australia și Noua Zeelandă), în schimb Eurasia și America de Nord reprezintă zona „evolutivă" în care are loc evoluția și de unde se răspîndesc grupele moderne, competitive. Am arătat (capitolul al IV-lea) că, în împărțirile generale ale faunelor continentale, Eurasia, America de Nord, Africa și Madagascarul sînt grupate sub numele de megagea, căreia i se opune neogea (America de Sud) și notogea (Australia, Noua Zeelandă etc.). Centrului de dispersiune succesivă a grupelor dominante de animale îi corespunde deci megagea excluzînd din aceasta Madagascarul și chiar Africa.

Acest centru poate fi determinat mai precis, iar în privința aceasta s-au exprimat două păreri opuse: de către W. D. Matthew (1915) și de către Ph. Darlington (1948, 1957, 1959).

W. D. Matthew este de părere că principala zonă de evoluție a grupelor dominante, îndeosebi de mamifere, a fost zona temperată nordică (Europa, Siberia, America de Nord), de unde grupele s-au răspîndit treptat în zona tropicală, apoi în cea sudică temperată, fiind ulterior înlocuite de alte grupe evoluate tot în nord. El se bazează pe datele asupra paleontologiei mamiferelor și altor vertebrate, precum și pe faptul că o serie de specii europene de animale introduse în zona sudică temperată (Australia, Noua Zeelandă) și chiar în cea tropicală (cazul mangustelor introduse în insulele Antile) s-au înmulțit în masă în dauna formelor autohtone, ducînd uneori la dispariția acestora. Matthew consideră că formarea și evoluția grupelor competitive sînt favorizate de climatul umed și rece. O părere similară a exprimat Ch. Darwin încă în 1859, dar el a socotit că principala cauză a evoluției mai accentuate în nord a fost nu climatul rece, ci extensiunea mult mai mare a continentelor, selecția fiind mai activă în populațiile mai numeroase.

Ph. Darlington consideră, din contră, că evoluția principală a grupelor dominante și competitive are loc în zona tropicală a megageei (Africa și Asia tropicală), de unde aceste grupe se răspîndesc, pe de o parte, în Australia (aici cu greutate) și pe de alta, în Eurasia nordică, iar de aici în America de Nord și, mai departe în cea de Sud.

Răspîndirea actuală şi trecută a majorităţii grupelor dominante pe care le-am dat drept exemple pledează pentru părerea lui Darlington, dar cu o modificare importantă: principalul centru evolutiv a fost nu întreaga zonă tropicală a Lumii vechi, ci exclusiv Asia tropicală. Numeroase date, atît paleontologice, cît şi deduse din distribuţia actuală a taxonilor, demonstrează pătrunderea recentă a multor grupe dominante în Africa (adesea mai recent decît în Eurasia nordică sau chiar decît în America de Nord) şi am amintit că o serie de grupe arhaice (osteoglosomorfe şi alţi peşti, mutelide) supravieţuiesc şi azi în Africa.

Pentru următoarele grupe dominante de animale sînt evidente originea şi radierea din Asia sudică: subordinul *Cyprinoidei* dintre peşti, familiile *Bovidae* (numărul maxim de specii se întîlneşte în Africa, dar aici familia a pătruns recent; majoritatea genurilor au apărut, pe baza datelor de care dispunem, în Asia, mai ales în cea sudică) şi *Cervidae* (aceasta lipseşte şi azi în Africa, afară de colţul ei nord-vestic) dintre rumegătoare, *Agamidae* dintre saurieni, *Colubridae* dintre ofidieni, *Testudinidae* dintre chelonieni. Alte grupe au maximul de dezvoltare în părţile tropicale ale Lumii vechi, oarecum în egală măsură în Asia şi Africa: muridele dintre rozătoare, ranidele şi bufonidele dintre amfibieni, apoi crabii de apă dulce (*Potamonidae*).

Există însă şi grupe dominante de animale care au centrul actual de răspîndire în alte regiuni decît Asia sau Africa tropicală, iar datele paleontologice arată că răspîndirea s-a făcut dinspre nord (deci din zona temperată) spre tropice. Aşa este familia *Unionidae* (scoici de apă dulce); majoritatea genurilor actuale sînt concentrate în America de Nord, iar multe genuri al căror areal este tropical (african sau mai ales sud-asiatic) s-au găsit în stare fosilă în Europa. Cît timp regiunile tropicale sînt insuficient studiate, argumentul paleontologic nu este însă hotărîtor; este posibil ca multe dintre aceste genuri să se găsească fosile şi în sudul Asiei şi chiar ca aici să fie cele mai vechi fosile.

Este evident că nu toate familiile şi ceilalţi taxoni superiori de animale sînt originari din sud-estul Asiei; se ştie, de exemplu, că ecvidele şi camelidele provin din America de Nord şi ulterior şi-au extins arealul (prima familie pînă în America de Sud şi Africa). Origine nordică mai au o serie de familii de mamifere: *Antilocapridae*, a căror întreagă evoluţie a avut loc în America de Nord, *Talpidae* şi *Castoridae*, a căror evoluţie a decurs exclusiv în regiunea holarctică etc.; dar însuşi faptul că aceste familii nu au depăşit niciodată regiunea arată că ele nu sînt competitive. În orice caz, aceste familii nu sînt dominante, constînd din puţine specii.

Schema generală a evoluţiei faunelor continentale (terestre şi dulcicole) prin radierea grupelor de mare succes în primul rînd dinspre sud-estul Asiei corespunde situaţiei geografice actuale, în

care blocurile continentale sînt concentrate mai întîi pe emisfera nordică, iar Asia este cel mai mare continent și are o poziție oarecum centrală. Dacă admitem translația continentelor, la sfîrșitul paleozoicului și pînă în jurasic cel mai mare continent era Gondwana. Este probabil ca în acel timp grupele dominante de animale să se fi dezvoltat în primul rînd în Gondwana și să se fi răspîndit de acolo, la început, spre nord. Datele de care dispunem asupra evoluției faunelor în acea perioadă sînt foarte incomplete; însă, după R. Jeannel (1942), majoritatea grupelor de insecte care au evoluat în mezozoic provin din Gondwana și s-au răspîndit de acolo spre nord.

În privința cauzelor evoluției grupelor dominante (de succes) în primul rînd în zona tropicală a Lumii vechi, sîntem de acord cu Ph. Darlington (1957, 1959) că spațiile foarte mari și climatul cald, favorabil, avantajează evoluția grupelor de succes, adevărata evoluție progresivă. Nici arealul mare, nici climatul favorabil, luate izolat, nu sînt suficiente spre a determina evoluția taxonilor dominanți; este necesară combinația ambelor condiții și numai sudul Asiei a asigurat aceasta, întrucît aici a existat un climat favorabil cel puțin în tot cursul cenozoicului, spre deosebire de Africa, care a suferit mari schimbări climatice, și de America de Sud, care în cea mai mare parte a cenozoicului a fost izolată (aproximativ în modul în care este izolată actualmente Australia).

În privința mecanismului fenomenului, Darlington presupune că arealele mari și climatul favorabil fac ca speciile să fie reprezentate prin populații numeroase; fiind mulți indivizi, apar mai multe mutante, dintre care evident că imensa majoritate sînt nefavorabile și sînt curînd eliminate, dar totodată cresc șansele de apariție a unor mutante avantajoase, care, favorizate de selecție, ajung să se impună. Totodată, creșterea numerică a populației duce și la intensificarea selecției. Și mai important decît mărimea populației este numărul de specii, cu mult mai mare în zona tropicală decît în cea temperată și rece, precum și pe suprafețele mari decît pe cele mici. Numărul mare de specii înseamnă mai mulți concurenți, mai mulți răpitori, mai multe surse de hrană, deci o intensificare a selecției. Grupele evoluate în condiții de selecție atît de riguroase conțin speciile cele mai competitive, care cu atît mai ușor fac față în regiunile în care selecția este mai puțin riguroasă.

Faptul că evoluția grupelor dominante are loc în primul rînd în regiunile mari, în care trăiește o faună bogată și în care selecția este puternică, reiese și din existența unor centre secundare de evoluție. Un asemenea centru este, în cadrul faunei holarctice, America de Nord, cu excepția părții situate la vest de Munții Stîncoși. Între grupele dominante sau semidominante care au centrul actual de răspîndire în America de Nord, amintim familia *Unionidae* (scoicile de apă dulce) și subfamilia de raci *Cambarinae*, care, după cum am mai amintit, a eliminat din estul Americii de Nord subfamilia mai arhaică *Astacinae*, iar în zona

subtropicală din Mexic rezistă cu succes concurenţei crabilor din familia *Potamonidae*. Partea estică a Americii de Nord este şi centrul actual de răspîndire a două grupe de peşti dulcicoli care, după părerea noastră, sînt originari din Eurasia: familia *Percidae* şi subfamilia *Leuciscinae* dintre ciprinide. Considerăm percidele ca originare din Europa, deoarece, din cele patru triburi ale familiei, unul este endemic european, două sînt mai bine reprezentate în Europa decît în America, iar unul singur este exclusiv american, dar acesta conţine peste 100 de specii faţă de 17 (13 europene, 4 nord-americane), cîte conţin celelalte trei triburi la un loc. Motivele pentru care considerăm leuciscinele de origine siberiană vor fi argumentate în capitolul al VII-lea. Accentuăm că ambele grupe, deşi provenite din Lumea veche, sînt actualmente mult mai bogate în specii în America de Nord[34].

Faptul că speciile competitive se formează în primul rînd în regiunile mari, populate de o faună bogată, reiese şi din compararea unor faune vecine şi înrudite, dar care trăiesc în regiuni de diferite suprafeţe. Un foarte bun exemplu ni-l oferă ihtiofaunele părţii estice a Americii de Nord (Mississippi cu afluenţii săi, Rio Grande del Norte şi rîurile de la est de Aleghani) şi părţii vestice (fluviile Columbia, Colorado etc.). Ihtiofauna estică este mult mai bogată în specii şi taxoni superiori decît cea vestică, însă cele două faune sînt înrudite; genurile din vest aparţin fără excepţii unor familii şi subfamilii care se întîlnesc şi în est. Deci nu se poate spune că una din faune ar conţine taxoni arhaici, iar cealaltă taxoni moderni. Totuşi, ihtiofauna est-nord-americană s-a dovedit incomparabil mai competitivă decît cea vestică; unele specii estice introduse de om în anumite rîuri din vestul Statelor Unite s-au înmulţit în masă şi au dus la dispariţia, într-un ritm îngrijorător de rapid, a mai multor specii autohtone vestice (R. R. Miller, în mai multe lucrări).

Exemple asemănătoare ne oferă faunele majorităţii insulelor, inclusiv ale celor care au o independenţă zoogeografică suficient de mare spre a fi considerate regiuni zoogeografice distincte, de exemplu, Noua Zeelandă şi Madagascarul. În insule nu numai că supravieţuiesc forme arhaice sau necompetitive, ca *Sphenodon*, diferite tipuri de păsări aptere[35], broaşte ţestoase uriaşe etc. şi că lipsesc o serie de grupe moderne, dar fauna marii majorităţi a insulelor suferă un regres puternic o dată cu pătrunderea, respectiv cu introducerea de către om, a speciilor continentale, fie din Europa ori America de Nord, fie din continente tropicale. În privinţa

---

[34] Numărul mai mare de specii nord-americane se explică nu numai prin faptul că America îndeplineşte condiţiile de a fi actualmente un centru de evoluţie şi radiere secundară în cadrul regiunii holarctice, dar şi printr-un fenomen amintit la capitolul al II-lea: speciaţia necesitînd izolare geografică, scindarea speciei este oarecum dificilă în patria sa de origine, pe cînd pătrunderea repetată a unor colonii în altă regiune (colonizarea dublă sau repetată) duce la formarea succesivă de specii endemice în regiunea de populare secundară.

[35] Păsările aptere nu reprezintă propriu-zis un grup arhaic în sens paleontologic, prin faptul că nu au avut în trecut o mai largă răspîndire; ele reprezintă încă o categorie ecologică necompetitivă, în sensul că nu au putut apărea decît în lipsa mamiferelor răpitoare şi a unor forme competitive. Broaştele ţestoase gigantice sînt şi ele un grup necompetitiv.

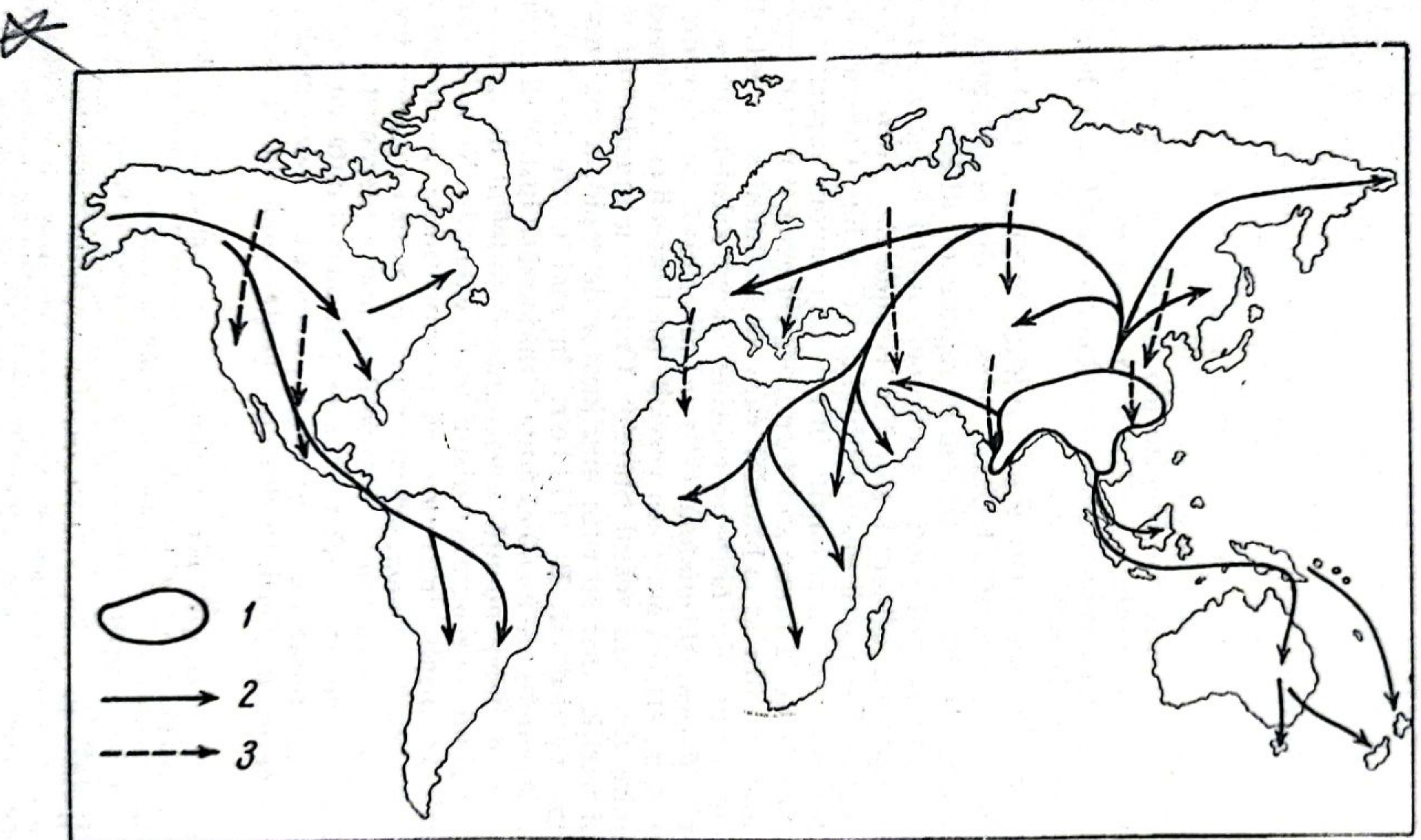


Fig. 35. — Mersul general al evoluţiei grupelor dominante şi competitive de animale terestre şi dulcicole. *1*, principalul centru de evoluţie a grupelor dominante; *2*, căile principale de răspîndire a grupelor dominante; *3*, retragerea spre sud a faunelor din emisfera nordică în cursul neozoicului.

aceasta, fauna Noii Zeelande este mai puțin competitivă chiar decît fauna Australiei, care și ea este necompetitivă.

Mersul general al evoluției taxonilor superiori și a faunelor este deci din regiunile mari și cu climat favorabil (tropical) spre regiunile mici și spre cele cu climat rece, și în primul rînd din Asia tropicală spre restul lumii (fig. 35). Configurația continentelor, care cel puțin în cenozoic a fost destul de asemănătoare cu cea actuală, a imprimat anumite căi de deplasare a ansamblurilor faunistice. Australia, izolată cel puțin de la mijlocul mezozoicului de restul lumii, a fost greu accesibilă, în ciuda apropierii ei[36] de sudul Asiei. Popularea Australiei s-a făcut din insulă în insulă și numai cu animale capabile să depășească brațe marine înguste. Pînă la formarea, recentă, a Mării Roșii, Africa a putut fi populată și direct din Asia de sud; totuși, calea cea mai comodă a fost prin Europa. Principalul curent faunistic de migrațiune a mers deci în Asia de la sud spre nord; în nordul Asiei el s-a scindat: pe de o parte, spre vest în Europa, iar de aici spre sud în Africa și, pe de altă parte, spre est în America de Nord și de aici spre sud. Deci curentul faunistic principal de la sud spre nord a luat la un moment dat un sens invers între Europa și Africa și între cele două Americi. La acest curent principal s-au adăugat altele secundare, datorită răspîndirii unor taxoni evoluați în alte regiuni (sudul Asiei a fost principalul, dar nu și unicul centru evolutiv) și îndeosebi unui fenomen care, începînd cu miocenul, a avut un caracter general pe emisfera nordică: deplasarea spre sud a zonelor climatice împreună cu florele și faunele respective, în urma răcirii treptate a climatului. În estul Asiei, tendinței de expansiune spre nord a taxonilor dominanți i s-a opus deci retragerea întregii faune spre sud; în Europa, Africa și cele două Americi, direcția celor două curente a coincis, în aceste continente avînd loc în primul rînd o deplasare spre sud. Aceasta a fost unul din motivele care l-au făcut pe W. D. Matthew (1915) să considere că taxonii dominanți au evoluat în primul rînd în zona nordică temperată și rece.

Evident, curentelor principale de delpasare a taxonilor li se suprapun, ocazional li se opun, curente de direcție diferită sau opusă, datorită faptului că și unii dintre taxonii evoluați în alte regiuni decît sudul Asiei reușesc să-și extindă arealul. Fenomenul a avut loc, de exemplu, în America Centrală, o dată cu stabilirea legăturii dintre cele două Americi. Am arătat în acest capitol că 14 familii nord-americane de mamifere[37] au pătruns în America de Sud, ajungînd pînă la extremitatea continentului și determinînd dispariția a numeroase forme autohtone. Dar și 4 familii sud-americane au pătruns în America de Nord. Caracterul competitiv al faunei nord-americane se evidențiază foarte clar din aceste cifre comparative, dar reiese și faptul că a avut loc un curent faunistic în ambele direcții opuse.

---

[36] Apropierea actuală; conform teoriei lui Wegener, Australia era situată, în cea mai mare parte a cenozoicului, mai spre sud.

[37] În fond au pătruns 16, dar două au dispărut între timp: ecvidele și elefantidele.

Tot în America Centrală se observă un fenomen care reprezintă o excepție parțială de la regula după care grupele taxonomice evoluate în megagea sînt mai competitive decît cele evoluate în neogea sau notogea. Este vorba de peștii primar-dulcicoli. În America Centrală a pătruns atît familii nord-americane, cît și sud-americane. Nord-americane sînt trei familii primar-dulcicole, care au ajuns numai pînă în sudul Mexicului și în Guatemala, și una secundar-dulcicolă, care a pătruns mai departe, pînă în Nicaragua și Costa-Rica; toate patru familiile conțin în total abia 6 specii în America Centrală. Familiile sud-americane pătrunse în America Centrală sînt în număr de 4 primar-dulcicole și una secundar-dulcicolă, avînd în total 101 specii, dintre care multe ajung pînă în Mexic, iar două specii pînă în sudul Statelor Unite (Rio Grande del Norte). În comparație cu mamiferele, peștii primar-dulcicoli (și chiar cei secundar-dulcicoli) sînt deci mult mai puțin expansivi; ihtiofauna nord-americană nu a pătruns de loc în America de Sud, iar cea sud-americană foarte puțin în America de Nord; întrepătrunderea faunelor este practic limitată la zona tranzitorie a Americii Centrale. Dar este incontestabil faptul că, spre deosebire de mamifere, peștii sud-americani s-au dovedit mai expansivi decît cei nord-americani, deși configurația geografică a Americii Centrale, lată la nord și foarte îngustă în zona istmului Panama, ar fi trebuit să favorizeze mai degrabă pătrunderea faunei nord-americane. Una dintre cauzele care au favorizat pătrunderea faunei sud-americane în America Centrală este de natură climatică: fauna sud-americană este tropicală (deci era preadaptată în America Centrală), iar cea Nord-americană temperată. În afară de aceasta, fauna nord-americană de pești, deși face parte din cea megageică, reprezintă o derivație destul de depărtată a ihtiofaunei sud-asiatice, cea mai competitivă din lume (am arătat în altă parte că în America de Nord supraviețuiesc destul de multe familii arhaice de pești, care în restul lumii au fost eliminate). Din contră, America de Sud a fost centrul de evoluție a două dintre cele trei ramuri principale ale ostariofizilor (caracoideii și siluriformele), cel mai competitiv grup de pești dulcicoli. Pentru peștii dulcicoli (nu însă și pentru alte grupe de animale), America de Sud a fost al doilea centru de evoluție și radiere a familiilor competitive, după Asia sudică. Or, în America Centrală ihtiofauna sud-americană nu s-a înfruntat cu cea sud-asiatică, ci cu o derivație secundară a acesteia.

Evoluția principalelor grupe dominante de animale în zona tropicală a Asiei duce la împingerea unor grupe arhaice în ambele zone temperate și reci. Se ajunge astfel la o *răspîndire bipolară* a acestor grupe. Termenul de bipolaritate este folosit mai ales în zoogeografia marină, însă nu este bine ales, deoarece se aplică nu numai pentru animalele din cele două zone polare (arctică și antarctică), ci pentru cele din zonele temperate și chiar subtropicale care lipsesc în zona ecuatorială. Numărul speciilor bipolare de climă temperată și subtropicală este chiar mai mare decît al celor de climă rece. Lăsînd la o parte puținele cazuri de bipolaritate prin convergență (specii marine cosmopolite, la care varietățile

— poate simple modificații fenotipice, și nu rase geografice determinate genetic — din ambele zone reci sînt identice sau asemănătoare, diferind de cele din zona temperată și tropicală), pentru explicarea bipolarității s-au emis (Sv. Ekman, 1935) trei ipoteze, care nu se exclud, ci fiecare din ele poate fi valabilă pentru anumite cazuri :

1. Ipoteza răspîndirii active prin zona tropicală, susținută de A. Ortmann, C. Chun și C. T. Regan, este valabilă mai ales pentru animalele marine, care se pot răspîndi prin apele reci abisale sau subabisale; este deci o bipolaritate aparentă, speciile sau taxonii respectivi fiind bipolari numai ca animale litorale în zonele reci și temperate, iar în zona tropicală trăind la adîncime. Este fenomenul submergenței ecuatoriale, asupra căruia insistă Sv. Ekman (1935). În cadrul faunei terestre, explicația poate fi valabilă doar pentru anumite păsări și alte bune zburătoare, iar în cadrul celei dulcicole pentru grupele dotate cu posibilități de răspîndire pasivă, care prezintă prea puțin interes zoogeografic.

2. Ipoteza răspîndirii în timpul cuaternarului de-a lungul coastelor vestice ale continentelor, emisă de L. S. Berg (1933), se bazează pe faptul că, în lungul litoralelor vestice ale ambelor Americi și cel al Africii, la sud de fluviul Congo, curenții reci (și împreună cu ei faunele de climă rece și temperată) avansează mult spre ecuator, reducînd zona tropicală. În perioadele glaciale, cînd climatul general era mai rece, zona tropicală practic a dispărut pe coastele vest-americane, iar speciile nordice de climă rece au putut pătrunde în emisfera australă și invers.

Ipoteza a fost emisă pentru animalele marine, deoarece curenții reci determină răspîndirea biocenozelor și a speciilor marine, influențînd prea puțin climatul terestru. Însă scăderea generală a temperaturii în pleistocen a putut favoriza și răspîndirea unor animale criofile terestre (mai puțin a unora de apă dulce) tot în vestul Americii, datorită lanțului muntos aproape neîntrerupt din Alaska pînă în Chile.

3. Ipoteza relictelor, emisă de H. Theel, G. Pfeiffer și J. Murray, presupune că taxonii actualmente bipolari erau răspîndiți înainte de diferențierea zonelor climatice pe tot globul, iar o dată cu diferențierea acestor zone și-au restrîns arealul la zonele temperate și reci. Premisa inițială a teoriei — repartiția în trecut uniformă a climatului — nu mai poate fi susținută azi; însă răspîndirea în trecut a unor taxoni pe cea mai mare parte a globului și dispariția lor ulterioară la tropice sînt fenomene care efectiv au avut loc și care se încadrează în fenomenul general al înlocuirii treptate a grupelor arhaice de animale din zonele de evoluție a grupelor noi și al supraviețuirii (respectiv împingerii) acestor grupe arhaice în zonele periferice. Or, tropicele reprezintă zona de evoluție a grupelor moderne, iar zonele temperate și reci periferia. În afară de animalele marine, a căror repartiție bipolară este relictară (Sv. Ekman, 1935), există o serie de grupe de animale și plante terestre și de apă dulce a căror răspîndire bipolară este o urmare a dispariției lor la tropice datorită competiției. Tipice sînt, dintre animalele dulcicole, trei grupe : clasa ciclostomilor (răspîndită în holarctis și Asia estică pe de o parte, în Austra-

lia, Noua Zeelandă și extremitatea Americii de Sud pe de alta), familia *Bathynellidae* dintre sincaride (deja amintită de mai multe ori), răspîndită în emisfera nordică și sudul Americii de Sud, și familia *Boeckellidae* dintre copepode. Nu putem spune care grup taxonomic s-a substituit ciclostomilor în zona tropicală, nici un grup de pești neocupînd o nișă ecologică identică sau asemănătoare. Cît despre *Bathynellidae*, este evident că ele au fost înlocuite de *Parabathynellidae* (W. Noodt, 1964), iar boeckelidele de diaptomide.

Dintre animalele terestre cu răspîndire bipolară care au dispărut la tropice în urma concurenței, reamintim tribul *Broscini*; subfamilia *Trechinae* și genul *Bembidion* sînt și ele pe cale de a deveni bipolare. Conform schemei pe care o dă Ph. Darlington (1965) evoluției faunelor sudice de climă temperată și rece, bipolaritatea nu este decît o etapă care urmează răspîndirii pe tot globul, fiind urmată, la rîndul său, de dispariția grupului în nord și supraviețuirea numai în zona sudică rece.

Schema generală a evoluției faunelor prin apariția succesivă a grupelor dominante în anumite regiuni, răspîndirea lor radiativă și împingerea grupelor arhaice în regiuni și biotopuri periferice se aplică la faunele terestre și dulcicole. Fenomenul are, desigur, loc și în fauna marină, dar este mai puțin marcat. Faunele marine litorale sînt delimitate de granițe ecologice; în cadrul lor, faunele tropicale trăiesc în zona de dezvoltare optimă a vieții, cea mai bogată faună fiind cea indo-vest-pacifică, a doua ca bogăție cea tropical-est-americană (Sv. Ekman, 1935). Este de așteptat deci ca în aceste două regiuni să evolueze grupele dominante, iar cele arhaice să fie împinse în zonele reci. Că fenomenul a avut loc o dovedesc unele cazuri de bipolaritate. În cadrul mediului marin mai există și posibilitatea refugierii formelor arhaice în domeniul abisal (de exemplu pogonoforele, *Neopillina*) și chiar în mediul dulcicol. Genul arhaic de amfipod *Ingolfiella*, care cuprinde o specie marină litorală, una abisală și 5 dulcicole hipogee, este un bun exemplu de taxon care în trecut a avut, desigur, o largă răspîndire în apele litorale și a supraviețuit mai mult în cele abisale și în cele dulci hipogee. Este posibil ca și alți taxoni răspîndiți în localități izolate în apele dulci (epigee sau hipogee) să fi fost la origine marine.

Fauna marină ne oferă însă și fenomenul paradoxal al supraviețuirii unor forme arhaice tocmai în apele tropicale litorale, unde ar fi fost normal să fi dispărut încă de la început; de exemplu *Nautilus* în partea centrală regiunii indo-vest-pacifice, xifosurele în aceeași regiune și, în plus, în golful Mexic și în jurul Antilelor (a doua regiune de abundență a faunei litorale tropicale). Însuși arealul ultimului crosopterigian, *Latimeria chalumnae* (pește care trăiește la oarecare adîncime, dar tot în zona litorală), este situat între Madagascar și Africa de sud, zonă care face parte tot din regiunea indo-vest-pacifică.

Există oarecum o contradicție între schema generală a evoluției faunelor, dată de Darlington și acceptată de noi, și schema speciației, după E. Mayr (1963). Considerînd, pe drept cuvînt, izolarea geografică drept unica modalitate de speciație la animalele cu reproducere

încrucișată, M a y r apreciază că schimbarea structurii genetice este foarte dificilă în centrele arealelor, unde există populații mari, cu un ansamblu genetic bine echilibrat și integrat; schimbarea rapidă a structurii genetice, deci speciația, ar avea loc în colonii mici, izolate, situate spre periferia arealului speciei. Condițiile ecologice fiind spre periferie diferite de cele din centrul arealului, noua specie ocupă o nișă ecologică diferită, care îi va da posibilitatea să coexiste ulterior cu specia parentală, după încetarea izolării. Majoritatea acestor „izolați periferici" nu se mențin cînd reajung în contact cu specia inițială, mai competitivă, dar este suficient ca un număr infim dintre ei să se mențină și să se răspîndească, pentru ca procesul evoluției să meargă înainte. Credem că acest punct de vedere nu este just. Pentru toate speciile insulare s-a constatat că nu sînt competitive și că dispar totdeauna în fața concurenței speciilor continentale. Multe din speciile vicariante care se cunosc (cele două de *Castor*, de *Bison*, *Rangifer* etc.) trăiesc fiecare într-un continent întins, ceea ce arată că speciația, deci schimbarea ansamblului patrimoniului genetic, are loc și în cazul izolării unor grupe de populații de areale foarte largi. Credem că, așa cum pentru evoluarea grupelor dominante și competitive intensitatea selecției are un rol stimulator, și în cadrul unei specii apariția de mutante avantajoase este mai probabilă în zonele cu populații bogate, unde selecția intensivă poate determina înlocuirea unui ansamblu genetic bine echilibrat prin altul mai nou, și el bine echilibrat și avantajos.

CAPITOLUL 6

Teoriile paleogeografice

Explicarea răspîndirii actuale a animalelor, completată pentru multe cazuri cu răspîndirea în trecut a formelor înrudite, pune o serie de probleme dificile. Este în primul rînd problema grupelor de animale reprezentate în regiuni distanțate, fie că între cele două areale există o barieră largă şi eficientă (mări sau oceane pentru speciile terestre şi dulcicole, uscaturi pentru cele marine), fie că în spațiul intermediar ar exista, cel puțin aparent, biotopuri corespunzătoare, specia sau taxonul lipsind (cazul taxonilor prezenți în Europa şi Extremul Orient, dar lipsind în Siberia). Este evident că asemenea răspîndiri nu se pot explica decît admițînd că în trecut fie că dispoziția continentelor şi mărilor era alta, fie că răspîndirea taxonilor respectivi era diferită de cea actuală, ceea ce presupune adesea un alt climat, chiar dacă configurația paleogeografică era aceeaşi. Rămîne deschisă şi posibilitatea răspîndirii active sau pasive a speciilor în actualele condiții geografice şi climatice; confirmarea acestei posibilități se poate face numai prin observații riguroase asupra posibilităților de răspîndire a animalelor, uneori chiar prin experiment.

În cursul expunerii s-au abordat tangențial şi probleme legate de explicarea unor repartiții geografice speciale (îndeosebi în discuțiile asupra problemei discontinuității şi asupra rolului competiției). Este însă necesar a expune în mod sistematic şi critic diversele teorii care au fost emise pentru explicarea răspîndirii geografice a animalelor, în special pentru explicarea discontinuității. Nu este vorba de explicații date fiecărui caz în parte, ci de cele pe baza cărora s-a căutat să se lămurească în mod coerent numeroase cazuri de răspîndiri, între care unele aparent contradictorii. Întrucît explicația răspîndirilor actuale se face prin evenimente din trecut, teoriile respective se referă la evoluția paleogeografică a globului şi se numesc teorii paleogeografice. La elaborarea lor s-au luat în considerare nu numai răspîndirea actuală şi cea trecută a animalelor şi plantelor, dar şi date de geologie tectonică şi stratigrafică, de geofizică etc., şi şi-au dat contribuția, pe lîngă zoologi şi botanişti, numeroşi paleontologi, geologi şi geofizicieni. În cele ce urmează ne vom referi însă aproape exclusiv la aspectul zoogeografic al teoriilor respective.

Sînt trei teorii fundamentale cu ajutorul cărora s-a căutat să se explice liniile mari de răspîndire a faunei: teoria punților continentale, cea a permanenței continentelor şi oceanelor şi teoria translației continente-

lor a lui Wegener. Fiecare dintre ele a avut numeroşi susţinători şi continuă să aibă adepţi şi în zilele noastre (îndeosebi ultimele două). Dar, alături de ele, considerăm util să mai amintim alte două teorii, astăzi total abandonate, mai ales datorită faptului că premisele lor s-au dovedit greşite; susţinătorii acestor două teorii au însă meritul de a fi sesizat o serie de fenomene zoogeografice, deşi nu le-au dat interpretarea corectă.

TEORIA HOLOGENEZEI

Această teorie, expusă de zoologul italian D. Rosa în 1918 (ediţia franceză a cărţii sale a apărut în 1931), presupune că evoluţia şi îndeosebi speciaţia nu sînt determinate de mutaţii, selecţie, izolare geografică etc., ci se fac automat, pe baza unui determinism intern foarte riguros; la un moment dat, o specie se divide, pe întreg arealul său, în două specii-fiice, care la rîndul lor urmează a se divide ulterior în două specii şi aşa mai departe. Urmează că iniţial arealului ambelor specii-fiice corespunde întru totul arealului speciei parentale şi, dacă lucrurile ar fi mers normal, toate speciile de animale ar trebui să fie cosmopolite. Faptul că nu este aşa se explică, de către partizanii hologenezei, prin aceea că de foarte multe ori o specie îşi reduce arealul, dispare de pe o parte a lui; cînd această specie se divide, speciile-fiice vor avea de la început arealul final al speciei parentale, care este mai mic decît cel iniţial. Mersul general al evoluţiei ar duce astfel, după partizanii hologenezei, spre o reducere a arealelor taxonilor. Aceasta însă nu exclude nici fenomenul contrar, şi anume ca anumite specii să-şi extindă uneori arealul, iar cînd acestea se scindează, speciile-fiice să moştenească arealul lărgit.

D. Rosa îşi bazează argumentaţia în parte pe faptul că numeroase specii, genuri şi taxoni superiori au avut în trecut un areal mai mare decît cel actual, precum şi pe observaţiile unor paleontologi, după care anumiţi taxoni şi chiar specii ar fi apărut instantaneu pe suprafeţe foarte extinse, adesea pe mai multe continente.

Numeroase progrese realizate în ultimele 3—4 decenii în problema speciaţiei la animale au demonstrat tocmai contrariul teoriei lui Rosa, şi anume că speciaţia este o urmare a izolării geografice şi se face prin acumularea altor mutaţii în diferite părţi ale arealului speciei parentale, datorită acţiunii diferenţiale a selecţiei. De la bun început, arealele speciilor-fiice sînt vicariante, corespunzînd fiecare numai cu o parte a arealului speciei-mamă. Dacă multe specii înrudite coexistă, aceasta se datoreşte extinderii şi suprapunerii ulterioare a arealului lor (capitolul al II-lea). Apariţia simultană a unor specii sau taxoni pe suprafeţe vaste a fost numai aparentă; este vorba îndeosebi de animale dotate cu mari posibilităţi de răspîndire (cazul genurilor *Hipparion*, *Equus* ş.a.), care s-au răspîndit atît de rapid, încît la scară geologică fenomenul pare a fi avut loc instantaneu. În orice caz, răspîndirea acestor genuri nu a decurs mai repede decît cea a unor specii de păsări şi mamifere (cazurile citate în capitolul al III-lea, *Serinus serinus*, *Streptopelia decaocto*) la care a avut

loc o extindere a arealului pornind de la un centru. De altfel, apariția unor taxoni pe areale vaste pare simultană datorită și unei deficiențe metodologice în modul cum se face datarea fenomenelor în geologia clasică, pe baza apariției în straturile geologice a unor fosile conducătoare („Leit-fossilen"). Se consideră că straturile caracterizate printr-o anumită specie au aceeași vechime, ajungîndu-se astfel la un cerc vicios: perioada este determinată pe baza unei fosile conducătoare și existența unei fosile în mai multe zone ale globului la începutul aceleiași perioade este considerată o dovadă că specia fosilă a apărut simultan în toate acele zone! S-au găsit și în trecut voci care au arătat că începutul unei perioade caracterizate printr-o anumită specie conducătoare nu a fost, cronologic, același pe tot globul. Aplicarea metodelor de stabilire a vîrstei absolute a straturilor cu ajutorul elementelor radioactive va arăta, desigur, că multe asemenea „apariții sincrone" nu au fost chiar sincrone.

Cele spuse demonstrează că teoria hologenezei este fundamental eronată. Ea a avut însă meritul de a fi reliefat fenomenul, extrem de important, de regresie a arealelor multor taxoni superiori. Nu este vorba numai de grupe extrem de arhaice, cum ar fi rincocefalii și nautilul. În capitolul consacrat rolului selecției și competiției s-au dat numeroase exemple de taxoni superiori care au fost eliminați dintr-o bună parte a arealului lor inițial de către alte grupe mai competitive — iguanidele și parastacidele au fost eliminate în Africa (primele și în sudul Asiei), marsupialele în Europa și America de Nord, ciclostomii și batinelidele în zona tropicală etc. Ne putem adresa clasei de animale care este incontestabil cea mai modernă: mamiferele. În ansamblu, mamiferele sînt un grup competitiv care a înlocuit reptilele ca grup dominant de vertebrate terestre. Dar, în cadrul mamiferelor, multe familii sînt în regres; fără a mai vorbi de cele două subclase mai primitive (monotremele și marsupialele), multe familii de placentare conțin actualmente mai puține specii decît în alte perioade geologice, iar arealul general li s-a redus; elefantidele conțin o specie africană și una sud-asiatică; în miocen, pliocen și pleistocen, numărul speciilor era mai mare, iar arealul familiei includea și Eurasia nordică, Madagascarul și America de Nord; camelidele populează zona aridă palearctică și vestul Americii de Sud; în trecut au trăit și în America de Nord și în Eurasia; hipopotamidele, endemice în Africa, au trăit și în Eurasia; toate trei familiile actuale de perisodactile (ecvidele, tapiridele și rinocerotidele) conțineau, îndeosebi în neogen, mai multe specii decît actualmente și aveau un areal mai extins; la fel s-a redus arealul tuturor familiilor de primate (afară de hominide), al multor grupe de rozătoare, insectivore, al procionidelor etc. Ph. Darlington (1957) consideră că singurele familii de mamifere în progres biologic și în curs de expansiune ar fi bovidele și muridele [38]. Noi considerăm că la acestea s-ar

[38] Este remarcabil că ambele familii lipsesc în America de Sud, ultima și în cea de Nord, în care de altfel și bovidele sînt foarte slab reprezentate, ceea ce constituie o dovadă că sînt familii recente, care au radiat de curînd din sudul Asiei și abia au ajuns să pătrundă în America (probabil că expansiunea lor s-a făcut cînd legătura prin zona strîmtorii Bering devenise deja precară).

mai putea adăuga și canidele, felidele, poate sciuridele și îndeosebi cervidele. Deci din 81 de familii de mamifere placentare terestre nezburătoare (chiropterele n-au fost puse la socoteală), numai 6 au rămas grupe de succes! Însă procesul de speciație și de diferențiere a acestor 6 familii va face, într-un viitor geologic, ca numărul speciilor lor să compenseze pe cel al familiilor în regres.

Faptul că la majoritatea taxonilor superiori arealul este în curs de reducere nu justifică însă teza lui R o s a, după care din momentul apariției unui taxon arealul său se reduce treptat! Din contră, în cazul numeroaselor familii de mamifere actualmente în regres (în primul rînd ecvidele, dar și elefantidele, tapiridele etc.) s-a putut bine stabili, pe bază paleontologică, cum arealul, inițial mic, s-a extins treptat, cît timp grupul era în progres biologic și abia ulterior a început să se reducă.

Hologeneza are meritul de a mai fi pus în evidență încă un fenomen zoogeografic: unii taxoni dulcicoli au fost inițial marini; trecerea la viața în apa dulce s-a făcut prin pătrunderea în aceste ape a unui număr mare de specii marine pe cea mai mare parte a arealului grupului. Ulterior, formele marine dispar, iar grupul rămîne cantonat în apele dulci, originea sa în aceste ape fiind politopă. În modul acesta au devenit dulcicole (sau predominant dulcicole, dacă mai există încă specii marine) o serie de familii și genuri de crustacee și prosobranhiate (amfipode, crevetele din familiile *Atyidae* și *Palemonidae*, poate crabii din familia *Potamonidae* etc.); se pare însă că nici un grup de pești. Partizanii hologenezei au atras atenția asupra faptului că prezența anumitor familii și genuri secundar-dulcicole în unele insule și lipsa lor în altele se explică prin vechimea insulelor; cînd grupul respectiv a pătruns în apele dulci, el a populat insulele și continentele existente în acel moment; el nu a mai putut popula însă insulele exondate ulterior, cînd nu mai existau specii marine. Astfel se explică, de exemplu, de ce moluștele din subfamilia *Melanopsinae* (în realitate este vorba de *Thiaridae*) trăiesc în Cuba, care are o vechime eocenă, lipsind în insula Haiti, exondată în miocen.

În reliefarea acestor două fenomene zoogeografice, teoria hologenezei are merite incontestabile, deși fondul ei este eronat.

TEORIA PENDULAȚIEI POLILOR

Această teorie a fost emisă de către P. R e i b i s c h, însă cel care a dezvoltat-o și a pus-o în legătură cu răspîndirea geografică a animalelor a fost H. S i m r o t h (1907). Conform acestei teorii, pămîntul are, în afară de axa polilor, o axă de pendulație, în jurul căreia polii execută o mișcare de pendulație extrem de lentă. Polii axei de pendulație ar fi situați unul în Sumatra, al doilea în Ecuador (nord-vestul Americii de Sud). Regiunile din vecinătatea acestor poli s-ar bucura permanent de un climat ecuatorial, dar pe măsură ce ne depărtăm de polii de pendulație, climatul ar fi variat mai mult în cursul epocilor geologice, pentru ca

pe cercul situat la egală distanţă între cei doi poli de pendulaţie şi perpendicular pe axa acestora să aibă loc deplasarea polilor de rotaţie a pămîntului şi deci cea mai mare variaţie a climatului. Acest cerc de pendulaţie străbate Europa, Africa şi, pe emisfera opusă, centrul Pacificului.

Simroth consideră că majoritatea taxonilor superiori evoluează în Europa. Pe măsură ce climatul se modifică, speciile caută să se menţină în vechile condiţii de climat şi de aceea se deplasează o dată cu zonele climatice. S-ar ajunge astfel la o răspîndire particulară, formele înrudite avînd arealele în zone situate simetric faţă de cei doi poli de pendulaţie. Ţinuturile situate în vecinătatea acestor poli sînt permanent ecuatoriale, conţin cea mai bogată faună şi floră şi îndeosebi multe relicte.

Simroth trece în revistă răspîndirea geografică a numeroase specii de plante şi animale terestre şi de apă dulce şi interpretează această răspîndire ca fiind conformă cu părerile sale. Majoritatea interpretărilor sale sînt însă forţate.

Teoria pendulaţiei s-a dovedit eronată atît în ceea ce priveşte bazele sale geofizice, cît şi referitor la concluziile zoogeografice. Ea a atras însă atenţia asupra unui fapt foarte important: sud-estul Asiei şi nord-vestul Americii de Sud au avut, cel puţin în cenozoic, un climat permanent tropical, pe cînd în Africa climatul a variat mult. Sud-estul Asiei adăposteşte, după cum am mai amintit, cea mai bogată şi mai competitivă faună din lume. O faună bogată trăieşte şi în nordul Americii de Sud; în privinţa peştilor dulcicoli, ea este chiar mai bogată şi aproape la fel de competitivă ca cea sud-asiatică. Am arătat, tratînd regiunile zoogeografice marine, că faunele marine litorale malaeză şi cea din regiunea Mării Caraibilor sînt cele mai bogate. Este greşită interpretarea lui Simroth după care în zona polilor de pendulaţie ar trăi şi multe relicte; din contră, în sud-estul Asiei evoluează grupele dominante, relictele fiind eliminate de la început.

TEORIA PUNŢILOR CONTINENTALE

Această teorie explică asemănările mari dintre faunele şi florele terestre şi dulcicole ale unor ţinuturi continentale separate prin mări şi oceane, admiţînd existenţa în trecut a unor legături continentale directe peste actualele zone marine [39]. Legăturile respective ar fi constat fie din continente masive, fie din punţi relativ înguste. În genere, se vorbeşte despre punţi intercontinentale, deoarece o punte destul de îngustă este suficientă spre a permite un schimb relativ intens de faună terestră (mai puţin de faună dulcicolă — capitolul al III-lea).

Unele legături intercontinentale sînt perfect dovedite şi indiscutabile: cele care au avut loc în zone acoperite de mări epicontinentale puţin

[39] H. von Ihering (1927) explică prin aceste legături continentale şi deosebirile care s-au observat între faunele marine fosile din zone ce aparţin actualmente aceluiaşi ocean.

adînci (care aparţin deci „domeniului continental"), între continente şi insulele vecine sau între mase continentale separate prin strîmtori înguste şi puţin adînci (legătura dintre Anglia şi continent, dintre Suedia, insulele daneze şi cîmpia nord-germană, dintre Groenlanda şi America de Nord, Africa şi Spania, Ceylon şi India, insulele Indoneziei apusene şi Indochina, insulele Hainan şi Taiwan şi părţile vecine ale continentului etc. De asemenea sînt incontestabile unele legături continentale peste mări adînci, dar înguste, care au apărut recent sub formă de fracturi (Marea Roşie) sau prin prăbuşirea unor uscaturi (Marea Egee). O altă punte intercontinentală indiscutabilă, care a funcţionat de nenumărate ori în decursul istoriei pămîntului, inclusiv în cea mai mare parte a timpurilor terţiare şi cuaternare pînă aproape în timpuri istorice, a fost cea nord-pacifică, care lega extremitatea estică a Siberiei (Ţara ciucilor) cu Alaska în zona actualei strîmtori Bering (actualmente, lungimea acestei strîmtori este de numai 75 km, iar adîncimea maximă 60 m).

În fine, mai este o punte continentală a cărei realitate nu poate fi pusă la îndoială prin faptul că există şi în zilele noastre: America Centrală, care leagă două continente ce au fost separate în cea mai mare parte a cenozoicului (o legătură continentală între cele două Americi ar fi existat şi în mezozoic).

Teoria admite însă existenţa în trecut şi a altor punţi, între continente sau insule depărtate, peste zone oceanice largi şi adînci, în favoarea cărora s-au adus cele mai multe argumente.

— Puntea sau continentul nord-atlantic (Nordatlantis), între America de Nord, Groenlanda, Islanda şi Europa. Această punte ar fi existat în repetate rînduri în paleozoic, mezozoic şi începutul cenozoicului (păreri izolate susţin existenţa, respectiv reapariţia ei pînă în perioade foarte recente). În unele reconstituiri paleogeografice este figurată o punte lată, adevărat continent; alţi autori admit o punte relativ îngustă, a cărei urmă este actualmente indicată de pragul submarin al lui Wylville-Thompson.

— Gondwana, continent imens, care ar fi grupat din carbonifer în triasic sau chiar în jurasic America de Sud, Africa, insula Madagascar, India peninsulară (eventual cu părţi din Indochina), Australia, Antarctida şi eventual Noua Zeelandă.

— Puntea africano-braziliană (ecuatorial-atlantică, Arhatlantis sau Inabrezis), rezultată din fragmentarea Gondwanei, ar fi durat pînă în cretacic, eventual pînă în paleocen.

— Lemuria, alt fragment al Gondwanei, ar fi legat Madagascarul de India pînă la sfîrşitul cretacicului.

— Puntea antarctică (Arhinotis sau Paleantarctida) ar fi legat Patagonia şi Antarctida de Australia sau Noua Zeelandă (eventual de amîndouă) din cretacic pînă în oligocen. O legătură între Patagonia, Ţara de Foc şi Antarctida este mai mult decît sigură, distanţele respective fiind scurte, iar marea puţin adîncă; legătura cu Australia sau Noua Zeelandă este mai problematică.

Mult mai discutabile sînt alte două punți :

— Puntea mezo-atlantică (Atlantida sau Arhatlantis), între ținuturile mediteraneene și Antile ; puntea a fost invocată de R.F. Scharff pentru explicarea răspîndirii unor taxoni de climat subtropical. Admiterea punții este inutilă (R. Jeannel, 1942), deoarece pînă în paleogen nordul Europei și Labradorul aveau un climat subtropical, iar răspîndirea animalelor respective s-a putut face prin puntea nord-atlantică.

— Puntea mezo-pacifică, între Asia de sud, Polinezia și America Centrală, ar fi existat, după L. Joleaud, în paleogen ; Joleaud explică cu ajutorul acestei punți deosebirea dintre fauna marină paleogenă cu numuliți, situată la sud, și cea cu ortofragmine, situată la nord de această presupusă punte. Datele de zoogeografie, atît terestră, cît și marină, pledează categoric împotriva acestei presupuse punți ; fauna terestră a Polineziei este foarte săracă, constînd exclusiv din forme capabile de transport peste brațe marine și provenite din sudul Asiei sau Australia, iar fauna marină litorală din vestul și centrul Pacificului diferă mult de cea central-americană (capitolul al IV-lea).

S-au mai presupus și alte punți continentale : Schuchterlandul lui H. von Ihering (prelungirea în cretacic a punții nord-pacifice prin vestul Americii de Nord pînă în Patagonia, fără să fie legată de părțile estice ale celor două Americi), Archigalenis, presupusă de același autor (tot o punte nord-pacifică, dar situată mai departe de litoralul american, pe care l-ar fi atins abia în California), și chiar unele punți de-a dreptul fantastice, de exemplu între America de Sud și Madagascar, ocolind Africa, spre a explica răspîndirea iguanidelor și a altor cîtorva reptile.

TEORIA PERMANENȚEI CONTINENTELOR ȘI OCEANELOR

O serie de autori, atît biogeografi și paleontologi, cît și geologi și geofizicieni, privesc cu mult scepticism punțile continentale. S-au invocat contra existenței în trecut a acestor punți o serie de argumente, mai ales de natură geologică și geofizică : existența unor vechi scuturi continentale, care din paleozoic pînă în zilele noastre nu au fost acoperite de mări decît la periferie și numai de mări epicontinentale ; lipsa aproape totală a sedimentelor marine abisale pe continente ; contrastul dintre compoziția petrografică a blocurilor continentale (continente, insule continentale și platforma continentală submarină), alcătuite din roci ușoare (sial), și fundul mărilor adînci și al oceanelor, alcătuit din roci grele (sima) ; denivelarea bruscă ce se observă în mări și oceane la o adîncime de circa 200 m, corespunzînd limitei platformei continentale sau, cu alte cuvinte, limitei dintre domeniul continental și cel oceanic. Pe baza tuturor acestor argumente s-a emis ipoteza că oceanele și blocurile continentale au rămas, în linii mari aceleași din paleozoic pînă în zilele noastre.

Evident, nimeni nu poate nega că limita dintre uscat și mare a variat destul de mult, că zone continentale sau chiar părțile centrale ale

unor continente au fost în anumite perioade acoperite de mări. Este vorba însă de mări epicontinentale, al căror fund este situat pe platforma continentală, aparținînd deci domeniului continental. Partizanii teoriei admit modificări mai importante ale raporturilor dintre domeniul continental și cel oceanic numai la limita dintre aceste domenii, unde anumite geosinclinale situate în vecinătatea continentelor s-au umplut de sedimente și ulterior s-au cutat, dînd munți care s-au atașat continentelor (Alpii, Anzii și Himalaia au apărut în acest mod; ultimii au unit, prin cutarea și exondarea lor, două blocuri continentale anterior separate). Tot în zonele de contact dintre relieful continental și cel oceanic ar fi putut să aibă loc unele prăbușiri locale ale maselor continentale (de exemplu în zona Mării Roșii). În schimb, zonele centrale ale oceanelor au existat dintotdeauna ca atare, după partizanii acestei teorii, iar scuturile continentale n-au aparținut niciodată domeniului oceanic.

Partizanii teoriei permanenței admit, fără discuție, în afară de legăturile dintre insulele continentale și continentale vecine, o punte continentală nord-pacifică în zona strîmtorii lui Bering și una între America de Sud și Antarctida (Țara lui Graham), ultima de altfel fără importanță zoogeografică. În privința Australiei, ei admit o singură legătură posibilă: în sud-estul Asiei, prin intermediul arhipelagului Sundelor; dispoziția în dublu lanț a insulelor acestui arhipelag indică posibilitatea existenței în trecut a unei punți. Ei nu admit însă o legătură directă a Australiei cu India sau Africa, cu atît mai puțin cu America de Sud peste Pacific. Pentru Noua Zeelandă se admite eventual o legătură prin Noua Caledonie și Noile Hebride cu insulele Solomon și Noua Guinee; pentru Madagascar o legătură, poate incompletă, cu Africa prin intermediul insulelor Comore, dar în nici un caz cu India. Unii partizani ai teoriei admit la rigoare, pentru o perioadă depărtată, o punte nord-atlantică îngustă peste actualul prag Wylville-Thompson, considerînd însă că majoritatea schimburilor faunistice dintre America de Nord și Eurasia s-au făcut prin puntea nord-pacifică. Nu se admite însă nici o punte sud-atlantică între Africa și America de Sud.

Cum se poate însă pune de acord teoria permanenței cu actuala răspîndire a animalelor, îndeosebi cu prezența unor taxoni în continente situate la mare distanță unul de celălalt?

Pentru formele răspîndite în emisfera nordică, teoria permanenței consideră că răspîndirea s-a făcut exclusiv prin nordul Pacificului, chiar în cazul taxonilor cu răspîndire exclusiv sau dominant europeo-est-americană (de pildă familia de pești dulcicoli *Percidae*). Pentru grupele răspîndite în două sau mai multe mase continentale sudice, se admite fie răspîndirea prin zbor (păsările), cu ajutorul vîntului, plutelor sau copacilor purtați de curenții marini etc., fie prezența în trecut a grupelor respective și în emisfera nordică. Grupele de animale comune continentelor sudice ar fi deci relicte ale unei faune în trecut mai larg răspîndite și care ar fi dispărut pe emisfera nordică (și în Asia tropicală), datorită concurenței grupelor moderne mai competitive. Dispariția în nord a unor grupe răspîn-

dite azi în regiuni tropicale (în primul rînd în Africa şi America de Sud, eventual şi în India) poate fi datorată şi răcirii climatului.

În capitolul al V-lea, consacrat competiţiei şi selecţiei, s-au dat numeroase exemplare de taxoni în trecut larg răspîndiţi, înlocuiţi ulterior în cea mai mare parte a arealului de forme mai competitive şi care au supravieţuit în ţinuturi refugiale. Or, tocmai continentele şi marile insule sudice sînt principalele refugii ale formelor arhaice — marsupiale, *Sphenodon* etc. Exemplul celor patru grupe de coleoptere (genul *Bembidion*, triburile *Trechini*, *Broscini*, *Mygapodini*), redat în acel capitol după Ph. Darlington (1965), prezintă etapele succesive ale distribuţiei unor taxoni, apăruţi pe emisfera nordică, care pătrund treptat în cea sudică, apoi dispar în emisfera nordică. O serie de genuri şi triburi de insecte, cu răspîndire exclusiv sau dominant sudică, ce ar proveni, conform reconstituirilor lui Jeannel, din Gondwana sau din fragmentele acesteia (Inabrezia ori Paleantarctida), se cunosc sub formă fosilă din chihlimbarul oligocen din nordul Europei. Jeannel este de părere că aceste insecte provin din Gondwana şi au ajuns ulterior în Europa, de unde au dispărut din nou, supravieţuind în fragmentele Gondwanei; este însă mai logic să presupunem că ele au origine nordică.

Argumente în favoarea originii nordice a grupelor de animale comune ţinuturilor sudice au mai adus W. Hennig (1960) şi Ph. Darlington (1965). Analizînd fauna de diptere a Noii Zeelande, Hennig constată că majoritatea acestor insecte sînt înrudite cu specii sau genuri fie din Australia, fie din America de Sud, în cazuri mai rare din ambele continente; considerînd ansamblul grupului (gen, subgen, grup de specii etc.) propriu Noii Zeelande şi Australiei sau extremităţii Americii de Sud drept taxon unitar, Hennig caută grupul-soră cel mai înrudit şi constată că în majoritatea cazurilor acesta trăieşte în Asia tropicală sau în emisfera nordică. Darlington consideră şi el că toţi taxonii comuni celor trei ţinuturi sudice reci (sau la două dintre ele) au origine nordică şi îndeosebi în Noua Zeelandă există destul de multe animale cu afinităţi eurasiatice care lipsesc în cele două continente sudice. Însuşi faptul că majoritatea taxonilor sudici nu trăiesc în toate trei ţinuturile reci, ci numai în două, este un argument în favoarea originii lor nordice; dacă ele s-ar fi răspîndit printr-o Gondwană sau Paleantarctidă unitară, taxonii respectivi ar fi avut toate şansele să supravieţuiască în cele trei resturi ale acestui vechi continent; dacă însă răspîndirea s-a făcut pe cale ocolită, este normal că n-au putut pătrunde peste tot pînă în Extremul Sud.

Conform teoriei permanenţei, schimburilor faunistice s-au efectuat exclusiv între Siberia şi Alaska (puntea atlantică fiind exclusă), iar pătrunderea faunei nordice în sud s-a făcut pe următoarele căi: din America de Nord în cea de Sud, din Europa şi Asia vestică în Africa, din Africa în Madagascar, din sud-estul Asiei peste Indonezia în Australia; mai dificilă este problema Noii Zeelande, accesibilă şi dinspre Australia, şi dinspre Noua Caledonie — insulele Solomon; dar pe ambele căi ar fi greu de

admis existenţa punţilor continentale directe. Partizanii teoriei acordă mare importanţă şi răspîndirii active sau pasive peste braţele marine, înguste, din insulă în insulă, ba chiar, în cazul anumitor grupe de animale dulcicole, direct prin mare (R. M. Mc Dowall, 1964), considerînd că pe această cale s-ar fi populat nu numai insulele oceanice (Polinezia etc.) cu faună săracă, ci şi unele mai mari, cum ar fi Antilele şi Noua Zeelandă; chiar Madagascarul şi Australia ar fi primit o parte din faună pe această cale.

În tratarea faunelor regiunilor zoogeografice sudice, s-au amintit „stratele" admise de către Th. Arldt; drept cel mai vechi s-a recunoscut cel gondwanian, constînd din elemente comune tuturor sau mai multor continente sudice, drept cel mai nou imigranţii recenţi (în genere mioceni sau plioceni) dinspre nord: stratul felidelor în America de Sud, al antilopelor în Africa etc. Recunoaşterea acestor strate ar indica acceptarea teoriei punţilor continentale; însă aceleaşi strate îşi păstrează validitatea şi dacă ne situăm pe poziţiile teoriei permanenţei, stratele reprezentînd valuri succesive de imigranţi dinspre nord.

Unii zoogeografi adoptă o poziţie oarecum echivocă; admiţînd că într-un trecut geologic îndepărtat au putut exista punţi continentale sau ar fi avut loc translaţia continentelor, ei sînt de părere că răspîndirea animalelor se poate explica prin configuraţia actuală a continentelor, fără a fi nevoie să recurgem la ipoteze ca cea a punţilor. Alţii consideră că punţile sau translaţia au avut loc într-un trecut geologic prea îndepărtat şi nu se mai reflectă în actuala răspîndire a taxonilor de animale, răspîndire ce s-a stabilit în cenozoic, cînd configuraţia continentelor era cea actuală. Este punctul de vedere recent al lui Ph. Darlington (1965), care admite translaţia continentelor, dar consideră totuşi că grupele de vieţuitoare comune ţinuturilor sudice reci au o origine nordică.

Teoria permanenţei continentelor este deci teoria prudenţei; partizanii ei se situează oarecum pe punctul de vedere de a nu se hazarda în ipoteze nesigure, cînd actuala configuraţie a continentelor permite explicarea răspîndirii faunelor.

Teoria permanenţei a numărat printre partizanii ei pe clasicul zoogeografiei, A. R. Wallace. În prima treime a secolului al XX-lea, teoria a fost susţinută mai ales de reprezentanţii curentului ecologic în zoogeografie: Fr. Dahl (1921–1922, 1925) şi R. Hesse (1924). Autorii americani au fost, pînă în urmă cu cîţiva ani, aproape cu toţii partizanii acestei teorii şi ea a fost adoptată şi în ultimele două mari sinteze zoogeografice: a lui Ph. Darlington (1957)[40] şi a lui G. de Lattin (1967).

TEORIA LUI WEGENER A TRANSLAŢIEI CONTINENTELOR

Pornind de la observarea paralelismului care există între ţărmul vestic al Africii şi cel estic al Americii de Sud, geofizicianul A. Wegener

[40] Ulterior, Darlington (1964, 1965) acceptă teoria translaţiei continentelor.

a expus, întîi sub o formă succintă (1912), apoi în detaliu (1915), teoria care l-a făcut celebru. Wegener constată un paralelism remarcabil între traseul litoralului estic al celor două Americi și cel vestic al Africii și Europei, încadrarea perfectă a Groenlandei între America de Nord și Europa și că Antarctida se potrivește oarecum între sudul Americii

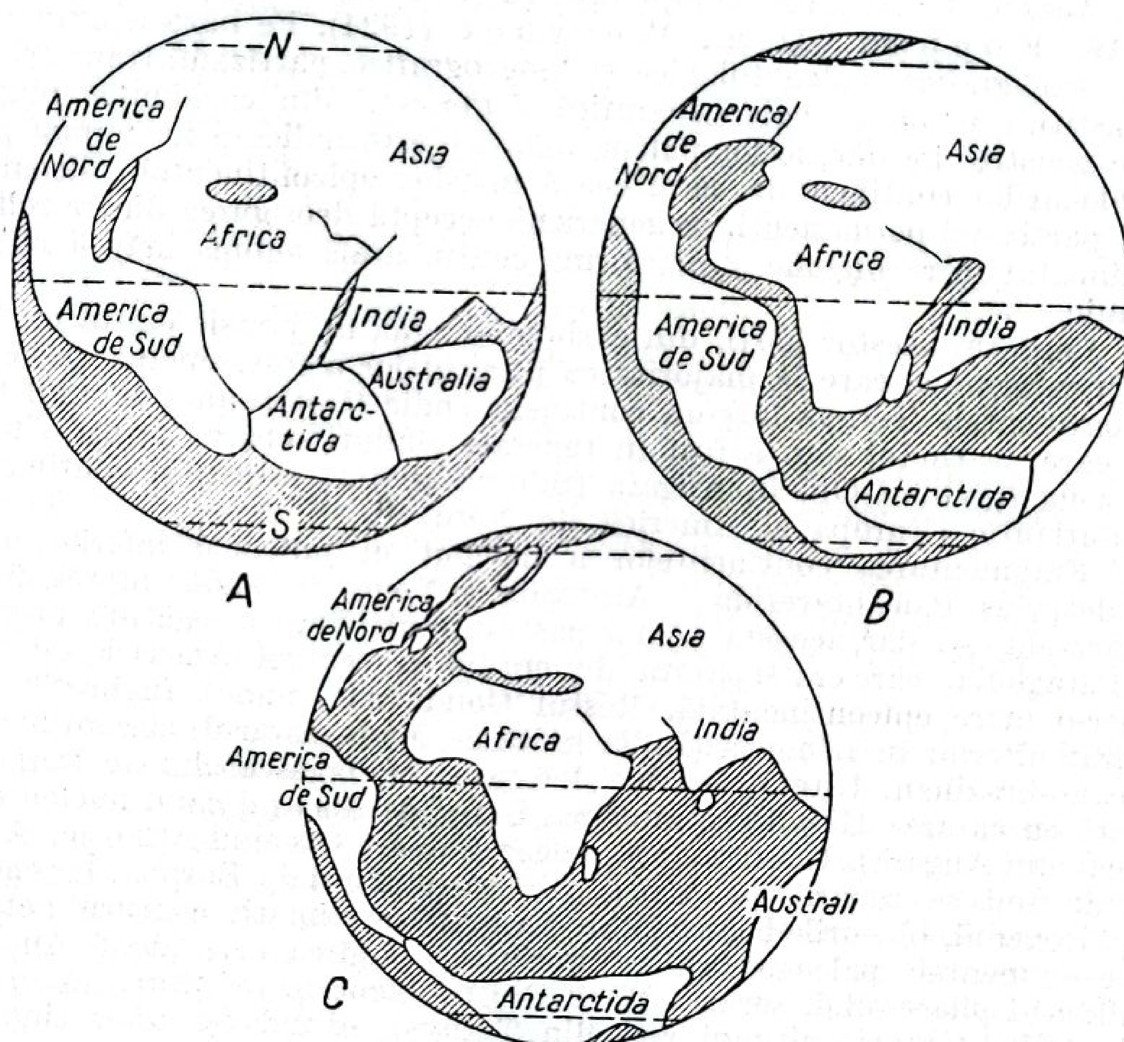


Fig. 36. — Schema evoluției continentelor, conform teoriei lui Wegener (după G. de Lattin, 1967).

de Sud, Africa, India și Australia. El presupune de aceea că în paleozoic toate continentele formau un bloc unic, iar acesta ulterior s-a fragmentat și fragmentele au plutit pe masa vîscoasă a simei, depărtîndu-se unele de celelalte. Cele mai recente fragmentări au apărut între America de Nord și Groenlanda și între Asia și Africa (Marea Roșie) (fig. 36).

Wegener a adus numeroase argumente geofizice în favoarea posibilității fragmentării maselor sialice și a plutirii lor pe sima, stabilind chiar că Groenlanda continuă să se depărteze de America.

Teoria şi-a găsit repede numeroşi aderenţi, îndeosebi dintre paleontologi şi biogeografi. Ea are avantajul de a reprezenta un compromis între teoria punţilor continentale şi cea a permanenţei, iar argumentele geofizice invocate împotriva punţilor continentale nu sînt valabile faţă de teoria translaţiei.

Această teorie a fost completată cu cea a deplasării polilor, enunţată de W. Köppen şi A. Wegener (1924). Pe baza a numeroase date stratigrafice, paleontologice şi biogeografice, partizanii translaţiei au reconstituit evoluţia paleogeografică a globului din carbonifer pînă în zilele noastre. Pe hărţile lor paleogeografice este indicată nu numai poziţia blocurilor continentale, ci şi cea a mărilor epicontinentale, deoarece, ca şi partizanii permanenţi, wegenerienii acceptă deosebirea dintre relieful continental (care include şi platforma continentală submarină) şi relieful oceanic.

Conform acestor hărţi, din carbonifer pînă în jurasic exista un bloc continental unic, care în majoritatea perioadelor a fost separat de marea epicontinentală Tethys într-un continent sudic (Gondwana) şi unul nordic, care, la rîndul său, a fost în repetate rînduri separat printr-o mare din zona fluviului Obi în Angara (Siberia şi Asia estică) şi continentul nord-atlantic (Europa şi America de Nord) [41].

Fragmentarea continentelor a început în jurasicul inferior, întîi s-a desprins Paleantarctida — Australia şi Noua Zeelandă împreună cu Antarctida —, dar aceasta a mai păstrat mult timp o legătură precară cu Patagonia, care era separată de nordul şi centrul Americii de Sud printr-o mare epicontinentală. Restul Gondwanei, numit Inabrezia, s-a separat ulterior în Lemuria (India unită cu Madagascarul) şi continentul africano-brazilian. Ulterior au loc detaşarea Madagascarului de India şi, o dată cu cutarea Himalaiei, ataşarea Indiei de Asia (al cărei nucleu este format din Angara). În cretacic şi paleocen apare Oceanul Atlantic, America de Sud se separă de Africa, iar cea de Nord de Europa. Începînd, cu paleogenul, blocurile continentale au luat aproximativ conturul actual, iar evenimentele paleogeografice ulterioare — unirea celor două Americi la sfîrşitul pliocenului, secarea Mării Obi în oligocen, reducerea în suprafaţă a Mediteranei (ultimul rest din Tethys), exondarea unor ţinuturi întinse din Asia vestică, separarea Patagoniei de Antarctida şi unirea ei cu America de Sud etc. — nu au afectat decît raporturi între uscaturi şi mările epicontinentale. Translaţia a continuat însă şi în neogen, cînd Groenlanda se desprinde de America, apare Marea Roşie, iar blocul Australiei se apropie, fără a se uni, de Asia sudică. Aceste evenimente, importante din punct de vedere geofizic, nu au încă repercusiuni biogeografice.

Teoria lui Wegener a fost îmbrăţişată cu căldură de numeroşi biogeografi europeni din al doilea sfert al secolului al XX-lea: L. von

---

[41] Sud-africanul A. L. Du Toit (1937) presupune că iniţial existau două blocuri continentale, nordic şi sudic, şi că deci Tethysul ar fi avut caracter oceanic; însă depozitele lăsate de această mare au aproape pretutindeni caracter epicontinental şi în repetate rînduri au avut loc întreruperi ale Tethysului, de exemplu în permian, permiţînd schimburi între fauna şi flora Gondwanei şi cele ale Angarei.

Ubisch (1921, 1928), C. Kosswig (1944, 1952) și îndeosebi R. Jeannel (1942 și alte lucrări). După 1950 a urmat un oarecare declin al wegenerismului, căruia autorii nord-americani i-au fost în genere ostili: E. Mayr și colab. (1952), G. S. Myers (1938, 1952 etc.) și îndeosebi Ph. Darlington (1948, 1949, 1952, 1957). O serie de cercetări geofizice recente (de paleomagnetism și verificare a deplasării unor mase sialice la suprafața simei) readuc însă teoria în actualitate. Cîteva lucrări zoogeografice recente (J. Illies, 1965; O. Kraus, 1964, ș.a.) se plasează pe pozițiile teoriei lui Wegener și, fapt remarcabil, doi dintre cei mai frecvenți susținători ai teoriei permanenței continentelor se convertesc la wegeniarism: Ph. Darlington (1964, 1965) și G. S. Myers (1966).

Principalele argumente zoogeografice în favoarea teoriei lui Wegener sînt date de răspîndirea a numeroși taxoni tereștri și dulcicoli în cel puțin două mase continentale sudice, separate actualmente prin mări; la acestea se mai adaugă existența unor taxoni răspîndiți în Europa și America de Nord, despre care este puțin probabil să se fi răspîndit prin puntea nord-pacifică (de exemplu percidele).

Dar aceleași fenomene zoogeografice se pot explica și prin teoria punților continentale; remarcăm faptul că diversele fenomene paleogeografice admise de wegenerieni coincid cu punțile continentale amintite anterior: existența unei Gondwane unitare, separarea mai întîi a Australiei, legătura dintre Patagonia (Archiplata lui H. von Ihering), Antarctida și Australia, cea dintre insula Madagascar și India (Lemuria), dintre America de Sud și Africa (Archelenis) etc.

Unele fenomene zoogeografice se explică însă mai bine prin teoria lui Wegener decît prin cea a punților:

1. Afinitățile puternice dintre ihtiofauna primar-dulcicolă a Americii de Sud și Africii; familia *Characidae* este comună ambelor continente și bine reprezentată în amîndouă; familia sud-americană *Pimelodidae* este înrudită și nu poate fi practic separată de familia africano-sud-asiatică *Bagridae*. Se știe că peștii primar-dulcicoli nu se răspîndesc decît cu greu prin punți înguste; dovadă este faptul că ihtiofauna nord- și cea sud-americană au rămas foarte diferite, deși cele două continente sînt legate printr-o punte încă din pliocen. Numai alipirea intimă a Americii de Sud și Africii pe un front larg, așa cum admite Wegener, a putut permite o uniformizare a ihtiofaunei. De asemenea, prezența de genuri endemice de percide în estul Americii de Nord și în Europa (în Siberia există doar specii comune sau îndeaproape înrudite cu cele europene) se explică cel mai bine admițînd o legătură directă, pe front larg, între cele două continente.

2. Poziția aparte a faunei Australiei. S-au accentuat de mai multe ori arhaismul faunei acestui continent, lipsa grupelor moderne (cu excepția celor ce au putut depăși diferite brațe marine), aceasta în ciuda apropierii de sudul Asiei, care a fost principalul centru de evoluție a grupelor dominante de animale. Admițînd imobilitatea continentelor și a insulelor și

formarea oarecum la întîmplare de punţi continentale, scurte, ar fi absolut inexplicabilă de ce în tot cursul cretacicului şi cenozoicului nu s-a format nici o punte continuă între Asia de sud-est (care pînă în pleistocen cuprindea şi insulele Java şi Bali) şi Australia unită cu Noua Guinee, mai ales că în spaţiul intermediar scurt există destule insule. Din contră, după teoria lui Wegener, Australia a fost pînă recent situată mult mai spre sud-vest (mai aproape de Africa, India şi Antarctida) şi abia recent s-a deplasat în vecinătatea Indochinei (probabil că insulele Indoneziei răsăritene s-au format tocmai în urma ciocnirii celor două blocuri continentale).

Răspîndirea faunei marine litorale de climat tropical se explică cel mai bine prin teoria lui Wegener : fauna litorală a tuturor arhipelagurilor polineziene, inclusiv Hawaii, are afinităţi şi indo-vest-pacifice, mai ales malaeze, dar şi japoneze (Sv. Ekman, 1935), deşi unele dintre aceste arhipelaguri sînt mai apropiate de litoralul american decît de cele sud-asiatic, iar curenţii marini ar favoriza mai degrabă o deplasare a faunei dinspre est (dinspre America) spre vest. Însă, conform teoriei lui Wegener, masele bazaltice care formează fundamentul acestor arhipelaguri s-au desprins din sud-estul Asiei şi au fost împinse spre est. Evident, că, o dată cu aceste mase bazaltice, s-a deplasat şi fauna litorală.

În favoarea unei deplasări a polilor în sensul admis de Wegener pledează şi sărăcia faunei marine tropicale de pe litoralul pacific el Americii (în cea mai mare parte a cenozoicului, Pacificul era mai rece decît acum), în contrast cu bogăţia celei de pe litoralul Atlantic (în aceeaşi perioadă Atlanticul era mai cald), şi, din contră, bogăţia faunei temperate a Pacificului de nord faţă de sărăcia celei a Atlanticului de nord.

Majoritatea datelor de răspîndire actuală a animalelor se explică deci mai bine prin teoria lui Wegener decît prin cea a punţilor[42].

Însă majoritatea acestor date se explică, aşa cum am mai arătat, şi prin teoria permanenţei continentelor şi prin răspîndirea taxonilor respectivi prin nord. Orginea nordică sau sud-asiatică ori cel puţin prezenţa în trecut şi pe emisfera nordică a unor grupe de animale răspîndite actualmente numai în continentele sudice au fost dovedite cu documente paleontologice într-o serie de cazuri : tapirii (azi în părţile tropicale ale Asiei şi Americii de Sud şi Centrale, în trecut pe toată emisfera nordică), marsupialele, o serie de grupe de insecte, pe care Jeannel (1942) le consideră de origine gondwaniană ş.a. În lipsa datelor paleontologice, sîntem justificaţi să admitem originea nordică a tuturor grupelor sudice avînd caractere arhaice, precum şi a celor tropicale, care au putut fi gonite din emisfera nordică de răcirea climatică din a doua parte a cenozoicului.

---

[42] Teoria lui Wegener explică de asemenea mult mai bine situaţia din carbonifer şi permian, cînd climatul subpolar se întindea pe o mare suprafaţă din America de Sud, Africa, India peninsulară şi Australia. Admiţînd că aceste continente ar fi avut poziţia actuală, ar însemna că zona polară sudică se întindea şi peste părţile oceanelor situate între aceste continente, acoperind deci circa un sfert din suprafaţa planetei. Grupînd însă la un loc blocurile continentale respective, conform schemei lui Wegener, suprafaţa totală nu depăşeşte cu mult pe cea actuală a Antarctidei.

Ar exista teoretic trei posibilități pentru a putea afirma despre unele grupe de animale distribuite în continentele sudice că ele nu s-au răspîndit prin nord, deci că sînt cu adevărat gondwaniene:

1. Dacă grupul respectiv este competitiv, deci n-a putut fi eliminat din emisfera nordică de către alt grup cu ecologie asemănătoare sau cel puțin dacă este din punct de vedere filogenetic „evoluat" în raport cu taxonii echivalenți de pe continentele nordice, dar nu cunoaștem asemenea cazuri. Din datele de care dispunem rezultă că grupele de animale din continentele sudice, mai ales din extremitățile lor reci, sînt mai puțin competitive decît grupele răspîndite pe emisfera nordică și în Asia sudică. Rămîne ca specialiștii să găsească și pe continentele sudice taxoni competitivi și totodată să stabilească dacă și în ce măsură anumiți taxoni sudici sînt mai evoluați decît taxonii echivalenți nordici.

2. Dacă grupul respectiv este destul de bine reprezentat prin fosile pe continentele sudice, pentru a putea afirma că lipsa de fosile pe emisfera nordică este o dovadă că grupul n-a trăit niciodată acolo.

O. Kraus (1964) citează, după Boettger, cazul familiei gondwaniene de gasteropode terestre *Acavidae*, din care nu se cunosc fosile în nord; este tipică mai ales subfamilia *Strophocheilinae*, proprie Americii de sud tropicale și Africii, ce conține specii de talie mare, care, dacă ar fi trăit în nord, n-ar fi putut să nu lase fosile.

Asemănător este cazul familiei de pești dulcicoli *Characidae*, amintită de mai multe ori, proprie tot Americii de Sud și Africii. Prea multe fosile nu se cunosc dar atîtea cîte s-au găsit sînt din arealul actual al familiei, nici una din nord sau din Asia sudică.

3. Dacă din răspîndirea generală a grupului respectiv și celor înrudite reiese că răspîndirea nu s-ar fi putut face prin nord.

O. Kraus (1964) citează cazul unei familii de diplopode, *Spirostreptidae*, răspîndită în părțile tropicale ale Americii de Sud, Africa (cu infiltrări în Africa de nord, Israel și sud-vestul Arabiei) și Madagascar. Drept dovadă că răspîndirea nu s-a făcut prin nord, Kraus aduce argumentul că grupul-soră cel mai înrudit, familia *Harpogophoridae*, are tot o răspîndire gondwaniană, trăind în Africa (mai ales părțile sudice), Madagascar, cea mai mare parte a regiunii orientale (inclusiv insulele Indoneziei răsăritene), Noua Guinee, o parte din estul Australiei și Noua Zeelandă. Credem că argumentul nu este hotărîtor: în fond ambele grupe-surori ar fi putut fi eliminate din emisfera nordică de către taxoni mai competitivi (pe de altă parte, faptul că a doua familie trăiește și în sudul Asiei, care este centrul de evoluție al grupelor dominante, ar fi un indiciu că ea însăși este competitivă).

G. S. Myers (1966) invocă drept argument hotărîtor în favoarea translației continentelor înrudirea dintre ihtiofauna Africii și cea a Americii de Sud, respectiv prezența în ambele continente a familiei *Characidae* și a unor familii înrudite de siluriforme. Atît caracidele, cît și siluriformele fac parte din ostariofizi, despre care știm că formează grupul dominant și cel mai competitiv de pești dulcicoli. Ph. Darlington

(1957) era de părere că strămoșii ambelor grupe au trăit în nord și au pătruns în Africa din Eurasia, iar în America de Sud din cea de Nord, prin intermediul Americii Centrale (care a existat ca punte neîntreruptă și în mezozoic). Contra acestei păreri pledează faptul, amintit puțin mai sus, că nu se cunosc fosile de caracoidei în continentele nordice. Și mai serioase sînt argumentele recente ale lui M y e r s : în America Centrală ostariofizii sînt foarte slab reprezentați și exclusiv prin forme recent pătrunse fie din nord, fie din sud. Ținînd seama că ostariofizii sînt grupul dominant de pești dulcicoli, care peste tot unde au pătruns au prosperat și s-au diversificat puternic, M y e r s consideră imposibil ca reprezentanți ai acestui grup să fi trecut la începutul cenozoicului din America de Nord în cea de Sud prin America Centrală, fără să fi lăsat aici urmași. Singura explicație posibilă a înrudirilor dintre ostariofizii sud-americani și cei africani rămîne deci contactul în trecut pe un larg front între aceste continente.

Considerăm argumentul lui M y e r s foarte serios și explicația dată de el verosimilă. Există totuși un punct slab. Grupul-soră cel mai înrudit al subordinului sud-americano-african *Characoidei* este subordinul *Cyprinoidei*, al cărui centru evident de răspîndire și evoluție este sud-estul Asiei. După cum se știe (capitolul I), arealele inițiale ale celor două grupe-surori sînt învecinate, însă, pe măsură ce grupele respective evoluează și se subdivid, arealele se suprapun în bună parte, adesea total. Între America de Sud și Asia sudică distanța este foarte mare și de aceea este foarte probabil că din momentul în care strămoșul caracoideilor și cel al ciprinoideilor s-au separat și pînă cînd centrele lor de răspîndire s-au fixat în America de Sud și sud-estul Asiei a trecut mult timp, multe ramuri colaterale ale ambelor subordine dispărînd fără urmă. Ostariofizii în ansamblu sînt pești dominanți datorită unor caractere morfologice și fiziologice care îi avantajează în apele dulci, dar este foarte posibil ca anumite forme primitive ale lor să nu fi avut însă aceste caractere. De aceea considerăm, spre deosebire de M y e r s, că nu este cu totul exclus ca forme primitive de ostariofizi, inclusiv eventuali strămoși îndepărtați ai caracoideilor, să fi trăit cîndva pe emisfera nordică. Cum însă formele africane sînt destul de îndeaproape înrudite cu cele sud-americane, pare foarte probabil că răspîndirea lor să se fi făcut grație contactului intim dintre cele două continente în sens wegenerian, cum admite M y e r s.

Din trecerea în revistă a diverselor teorii paleogeografice rezultă că răspîndirea actuală a animalelor se poate explica satisfăcător atît prin teoria lui W e g e n e r , cît și prin cea a permanenței continentelor ; însăși teoria punților dă explicații acceptabile. Credem că soluția definitivă va fi dată nu numai de biogeografie și paleontologie, ci în primul rînd de geofizică. În stadiul actual al cunoștințelor și concepțiilor se înclină din nou mai mult spre translația continentelor.

Ceea ce se poate da ca sigur este că, admițînd translația continentelor, nu înseamnă că toate grupele comune continentelor sudice s-au răs-

pîndit grație vechiului contact dintre acestea; grupelor cu adevărat gondwaniene, cum ar fi caracoideii, acavidele ș.a., li se adaugă numeroase grupe relictare împinse spre sud de formele mai competitive. Translația continentelor a avut loc în mezozoic, cel tîrziu la începutul cenozoicului; ar fi absurd să credem că răspîndirea animalelor reflectă exclusiv evenimente atît de depărtate de timpurile noastre. Este semnificativ faptul că prin teoria lui Wegener se poate explica distribuția multor grupe de nevertebrate, pești și amfibieni, dar nu cea a păsărilor și mamiferelor, clase a căror răspîndire a avut loc în cenozoic. Dar și distribuția grupelor vechi de animale a fost puternic influențată în cenozoic în primul rînd de faptul că Asia sudică reprezintă (începînd probabil cel puțin din miocen) principalul centru de evoluție și radiere a grupelor dominante de animale [43].

Drept sigur putem da faptul că răspîndirea animalelor terestre, dulcicole și marine litorale s-a făcut numai în sensul indicat de evoluția continentelor după Wegener și de geografia actuală: între continentele sudice în primul rînd prin intermediul Africii, iar între America de Sud, Australia și Noua Zeelandă și prin intermediul Antarctidei; între Eurasia și America de Nord atît prin Atlanticul, cît și mai ales prin Pacificul de Nord; apoi între America de Nord și cea de Sud, între Eurasia vestică și Africa și între sud-estul Asiei și Australia. Schimburi faunistice peste Pacificul tropical sau de sud nu s-au făcut pe cale continentală, ci doar prin zbor sau alte mijloace de deplasare peste mare. Distribuția faunei continentale și marine litorale infirmă categoric existența unui continent pacific sau a unei punți continentale între Asia tropicală și America [44].

---

[43] Este posibil ca în mezozoic principalul centru de evoluție și radiere să fi fost Gondwana, care era cel mai vast continent. R. Jeannel ar putea deci să aibă dreptate cînd consideră că unele grupe de insecte răspîndite actualmente pe continentele sudice, dar cunoscute ca fosile din oligocenul Europei, sînt originare din Gondwana, și ar fi ajuns ulterior în Europa de unde au dispărut. În acest caz, dispariția lor în zona nordică și Asia tropicală se datorește faptului că în aceste regiuni se dezvoltă azi grupele dominante și competitive. Asia sudică este actualmente principalul centru evolutiv nu numai pentru vertebrate, ci și pentru insecte și celelalte nevertebrate.

[44] Nu este exclus ca unele arhipelaguri actuale din Pacific să fie resturi ale unor insule în trecut mai mari, care s-au populat dinspre Asia sau Australia, iar unele să fi avut chiar legătură temporară cu ultimul continent. Nu a existat însă nici un uscat prea întins în Pacific, nici legătură terestră cu America.

CAPITOLUL 7

Problema reconstituirii evoluţiei arealelor taxonilor

Problema de bază a zoogeografiei este descifrarea cauzelor care au dus la actuala răspîndire a animalelor şi, întrucît cauzele actuale pot fi stabilite prin metode ecologice, chiar experimental, principala sarcină rămîne explicarea răspîndirii prin factori istorici. Cum zoogeografia nu se rezumă la specii, ci studiază şi răspîndirea taxonilor supraspecifici, iar însăşi răspîndirea oricărei specii este în strînsă dependenţă de cea a rudelor sale, problema de bază a zoogeografiei istorice devine reconstituirea răspîndirii taxonilor supraspecifici, în general pînă la familie, iar uneori (îndeosebi în cazul mamiferelor şi al peştilor dulcicoli) şi cea a taxonilor mai mari decît familia.

Răspîndirea în timp şi spaţiu a taxonilor poate fi reconstituită cel mai bine cu ajutorul datelor paleontologice şi, după cum a accentuat, în parte exagerînd, R. Furon, numai reconstituirile cu ajutorul fosilelor sînt sigure. Am arătat însă (capitolul I) că unicul grup de animale pentru care paleontologia furnizează date cu adevărat suficiente sînt mamiferele, iar pentru multe grupe zoogeograful este obligat să se lipsească total de ajutorul paleontologiei.

În lipsa datelor paleontologice, zoogeograful se bazează pe răspîndirea actuală a taxonilor, iar pentru interpretarea datelor este necesară cunoaşterea cît mai exactă a relaţiilor filetice. Zoogeograful este deci la discreţia sistematicianului şi, dînd drept bună o sistematică ce nu corespunde filogeniei, se ajunge la concluzii eronate (exemple în capitolul I).

Dar şi în cazurile în care sistematica este cu adevărat filogenetică cadrele ei rigide nu pot reflecta niciodată toate nuanţele filogeniei. Speciile unui gen sau subgen, genurile unei familii etc. nu sînt la fel de înrudite între ele, ci cîte 2—3 sînt totdeauna mai înrudite decît cu celelalte. Zoogeograful trebuie să cunoască aceste amănunte filogenetice pe care numai sistematicianul specialist în grupul respectiv i le poate da (este preferabil, şi de foarte multe ori se şi întîmplă, ca zoogeograful să fie el însuşi şi sistematician).

W. Hennig (1950, 1960) a propus în sistematică şi zoogeografie metoda stabilirii *grupului-soră cel mai înrudit* („die nächstverwandste

Schwestergruppe"). Pentru fiecare specie, acest grup este reprezentat în genere de altă specie a aceluiaşi gen; cele două specii formează o unitate filetică de rang superior, care la rîndul său are un grup-soră mai înrudit, fie o grupare de 2 specii, fie o singură specie, fie o grupare de 3, 4 sau mai multe specii (grupare care la rîndul ei, constă din grupări subordonate unei specii sau două) etc. Unitatea filetică constituită din două grupe de specii formează, la rîndul ei, o altă unitate, de rang şi mai înalt, şi se caută să se stabilească care este grupul-soră cel mai înrudit al acestei unităţi şi aşa mai departe. În modul acesta, un întreg taxon superior este reprezentat sub forma unui trunchi ce se ramifică dihotomic şi care corespunde arborelui filetic.

Avem unele rezerve în ceea ce priveşte părerea lui H e n n i g după care ramificarea trunchiul filetic se face totdeauna dihotomic, niciodată în trei sau patru. Prima etapă a unui proces evolutiv este divizarea unei specii în rase geografice şi în foarte multe cazuri sînt mai mult de două rase. Evident, rasele geografice ale unei specii nu sînt de fel înrudite, cele vecine fiind mai înrudite între ele decît cu cele mai depărtate. De aceea, rasele de la periferia arealului general al speciei au o singură rudă mai apropiată : rasa vecină; însă rasele din partea centrală a arealului speciei se învecinează cu două sau chiar mai multe rase şi pot fi la fel de înrudite cu acestea. Considerăm deci că nu este obligatoriu ca o specie sau alt taxon să aibă un singur grup-soră mai îndeaproape înrudit, ci în unele cazuri pot fi mai multe grupe-surori la fel de înrudite între ele.

În majoritatea cazurilor însă, şi îndeosebi între taxonii ceva mai mari decît specia, practica filogenetică arată că există cîte un singur grup-soră mai înrudit al fiecărui taxon, respectiv că filogenia a urmat calea dihotomică (sau că, în general, au supravieţuit numai cîte două din formele rezultate din divizarea unei taxon anterior). Redăm ca exemplu (fig. 37) relaţiile filetice probabile dintre genurile subfamiliei de peşti *Gobioninae*, grup pe care l-am prelucrat personal (P. B ă n ă r e s c u şi T. N a l b a n t, 1965). De aici rezultă că filogenia a mers pe cale dihotomică în toate cazurile, cu excepţia probabilă a genurilor *Ladislavia*, *Pseudopungtungia* şi *Sarcocheilichthys*, dintre care ultimul ne pare la fel de înrudit cu celelalte două; celelalte 15 genuri ale subfamiliei cu fiecare cîte un singur grup-soră.

În interpretarea zoogeografică a relaţiilor dintre taxoni, paralel cu găsirea grupului-soră. cercetătorul trebuie să ţină seama şi de următoarele fapte :

1. Speciaţia are loc prin izolare geografică, dar într-o etapă ulterioară descendenţii celor două specii iniţial vicariante ajung să-şi suprapună arealele fapt pe larg discutat în capitolul al II-lea. Ca urmare, arealele speciilor îndeaproape înrudite sînt de cele mai multe ori în mare parte sau total vicariante (speciile de crabi ale subgenului *Potamon* (fig. 15), *Microphysogoboi tungtingensis* şi *M. labeoides* (fig. 19 etc.), pe cînd cele ale speciilor mai demult diferenţiate, ale genurilor unei subfamilii sau familii etc. se suprapun în mare măsură sau total (capitolul al III-lea, cele trei

specii de *Abramis* (fig. 22). genurile subfamiliei *Gobioninae* etc.). Coexistenţa multor specii congenerice sau a genurilor unei familii într-o regiune întinsă, în cadrul căreia s-au format şi au dispărut în mod periodic bariere, dar care în ansamblu este delimitată pentru bariere mult mai constante, dă acestei regiuni caracterul de centru de evoluţie şi răspîndire.

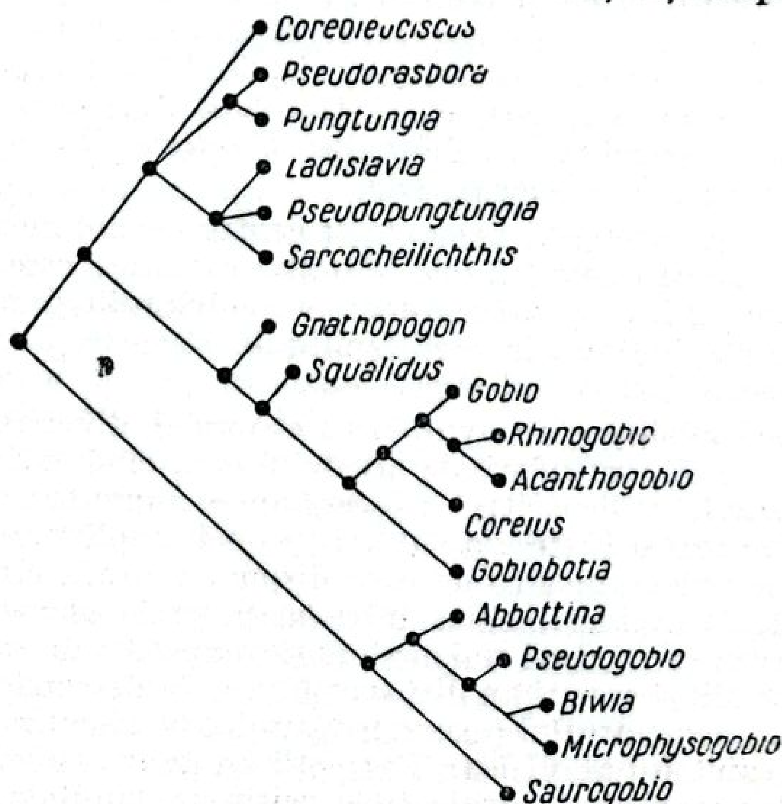


Fig. 37. — Relaţiile filogenetice dintre genurile subfamiliei *Gobioninae* (orig.).

2. Speciile şi taxonii superiori evoluaţi într-un asemenea centru de răspîndire au avut posibilităţi diferite de răspîndire mai departe : unele nu au depăşit de loc acest centru (mai bine zis regiune, deoarece, după cum am mai accentuat, este vorba de suprafeţe întinse), altele, prea puţin şi într-o perioadă geologică recentă, au dat naştere în afara regiunii respective numai la subspecii sau cel mult la specii puţin diferenţiate de cele iniţiale, iar altele, în fine, s-au diferenţiat şi au speciat puternic în afara regiunii iniţiale, ajungînd să aibă un nou centru de răspîndire.

Ca exemplu putem lua subfamiliile est-asiatice de peşti dulcicoli aparţinînd familiilor *Cyprinidae* şi *Cobitidae*. Din Asia estică ele au avut posibilitatea teoretică să pătrundă în Siberia şi mai departe în Europa. Unele subfamilii însă — *Hypophtalmichthynae*, *Xenocypridinae*, *Botiinae* ş.a. — n-au pătruns de loc în Siberia, rămînînd cantonate în Asia estică ; din subfamilia *Acheilognathinae* a pătruns o singură specie, *Rhodeus sericeus*, care a dat o subspecie, *amarus*, destul de puţin diferită de subspecia est-asiatică ; din subfamilia *Cyprininae* au pătruns două genuri : *Cyprinus*, care a dat numai o subspecie europeană (în preglacial aceasta trăia şi în Siberia), şi *Carrassius*, care a dat însă o specie endemică euro-siberiană, iar

în postglacial, probabil chiar în epoca istorică, a mai pătruns prin sudul Siberiei pînă în Europa încă o specie est-asiatică a acestui gen. Din numeroasele genuri ale subfamiliei *Gobioninae*, unul singur, *Gobio* (dar toate trei subgenurile sale) a ajuns pînă în Europa, dînd aici specii endemice. În fine, din subfamilia *Cobitinae* au pătruns două genuri, *Misgurnus* şi *Cobitis*, dintre care ultimul a dat cîteva specii endemice şi chiar un subgen ori gen endemic, *Sabanejewia*, care a speciat puternic, dînd 5 sau 6 specii în Europa şi în părţile vecine ale Asiei vestice. Astfel dacă Asia estică este centru de evoluţie şi de răspîndire a subfamiliei *Cobitinae*, Europa reprezintă acest centru pentru genul *Sabanejewia*.

Se cunosc numeroase alte exemple de centre secundare de răspîndire : America de Sud pentru genul *Lama* (familia camelide este originară din America de Nord), Africa pentru numeroase subfamilii şi genuri de antilope (centrul de răspîndire a întregii familii de *Bovidae* şi a multor subfamilii de antilope a fost sudul Asiei) etc.

3. În cursul evoluţiei au avut loc nu numai diversificări, apariţii de noi genuri şi specii, extinderi ale arealului etc., ci şi extincţii respectiv reduceri ale arealului : dispariţia în întregime a anumitor ramuri, dispariţia altora numai într-o parte a arealului (şi deci, implicit, reducerea acestuia) etc. Datele paleontologice de care dispunem arată cît de frecvente au fost cazurile de extincţie chiar între mamiferele placentare, care în ansamblu constituie grupul cel mai modern şi competitiv de animale ; numeroase ordine, familii şi genuri au dispărut fără a da descendenţi, iar multe alte familii şi-au redus arealul (exemple s-au dat în discuţia asupra teoriei hologenezei — capitolul al VI-lea). Extincţii au avut evident loc în cadrul tuturor grupelor mari de animale (mai puţin în familiile competitive), dar, în lipsa documentelor paleontologice, este aproape imposibil să ne dăm seama de amploarea acestor extincţii. Oricum, toate cazurile de discontinuităţi reale (capitolul al III-lea) se datoresc unor extincţii, şi o urmare a lor este faptul că în lumea animală actuală există o serie de grupe izolate în sistem, care constau dintr-un număr mic de specii (de exemplu termosbenaceele, fără a mai vorbi de grupele relictare, cum ar fi crosopterigienii, rincocefalii etc.). Fenomenul a intervenit şi în cazurile în care cele două grupe-surori sînt mult diferenţiate morfologic, deci filogenetic şi îndeosebi cînd arealele lor sînt foarte distanţate.

Principalele dificultăţi cu care zoogeografii se întîlnesc în încercările de a înţelege geneza unor repartiţii actuale se datoresc tocmai extincţiilor. Am arătat anterior, discutînd argumentele lui G. S. Myers privitoare la explicarea asemănărilor dintre ihtiofauna sud-americană şi cea africană cu ajutorul teoriei lui Wegener, faptul că centrele de evoluţie a celor două grupe-surori de peşti ostariofizi cipriniformi — subordinul *Characoidei* cu derivaţii lor, *Gymnotoidei* (America de Sud), şi subordinul *Cyprinoidei* (sud-estul Asiei)—sînt atît de distanţate. Aceasta înseamnă că, din momentul în care a avut loc prima divizare a trunchiului comun al ordinului *Cypriniformes* în cele două ramuri din care au evoluat cele două grupe-surori şi pînă cînd aceste ramuri au speciat puternic, una

în sudul Asiei, alta în sudul Americii, au avut nenumărate divizări ale ambelor ramuri în ramuri secundare, ai căror descendenți s-au stins cu toții fără urme în fauna actuală. Cum în cazul de față nu avem la dispoziție forme fosile, nu putem reconstitui evoluția inițială a ordinului, ci numai pe aceea a celor două subordine începînd dintr-un moment mult mai tîrziu.

Multe familii și chiar genuri de nevertebrate au o mare vechime geologică; de exemplu genul *Valvata* se cunoaște din paleocen (poate chiar din jurasic), *Viviparus* din cretacicul inferior etc. Teoretic, aceste genuri vechi ar fi avut posibilitatea să se răspîndească pe aproape întreg globul; totuși, în raport cu vechimea lor, ele au un areal destul de mic, iar răspîndirea multor specii dovedește că acestea sînt recente. Este evident că în evoluția acestor genuri numeroase ramuri s-au stins fără a da descendenți; de repetate ori a persistat un număr redus de specii (dacă nu chiar cîte una singură), care în perioadele geologice următoare au speciat din nou; speciile actuale provin din diversificări relativ recente ale unor strămoși nu prea depărtați. În privința aceasta este semnificativ cazul ecvidelor: din numeroasele genuri care s-au diferențiat în fiecare perioadă geologică, majoritatea s-au stins fără urmași, iar cele 5 genuri actuale provin toate din *Pliophippus*, gen care a trăit în pliocenul mediu și superior (*Traité de Zoologie*).

4. Întreg mersul evoluției a fost dominat de fenomenul competiției dintre taxoni de diferite grade. Asupra acestui fenomen s-a insistat de foarte multe ori în cursul expunerii. În interpretarea răspîndirii fiecărui taxon, zoogeograful trebuie să țină seama de factorul competiției; este important îndeosebi să stabilească dacă taxonul respectiv este competitiv (deci arealul său în curs de extindere) sau, din contră, dacă este supus unei presiuni din partea altui taxon mai competitiv (deci arealul său este în regres); în acest caz trebuie stabilit care este taxonul competitiv. Dar și în cadrul unui taxon superior (de exemplu o familie) care în ansamblu este competitiv, poate exista competiția între taxonii subordonați (genuri, specii) și deci înlocuirea locală a unora prin altele (am amintit, în capitolul al V-lea că genurile de ciprinide din subfamilia *Leuciscinae* din vestul Americii de Nord sînt în pericol de a fi înlocuite de genurile est-americane ale aceleiași subfamilii).

5. Evoluția și ulterior diversificarea unei specii încep prin extinderea gradată a arealului și prin apariția de deosebiri genetice între diversele populații. Sînt cazuri cînd o specie se răspîndește foarte repede, de exemplu pe un teritoriu liber (cum a fost Europa la retragerea ghețarilor). În asemenea cazuri se răspîndește genotipul inițial,care se extinde pe suprafețe largi, și abia ulterior încep să apară deosebiri între populații sub influența selecției. Mai des însă răspîndirea se face încet, fiecare populație își creează de la început un genotip propriu: diferențierea geografică are loc deci pe măsură ce arealul speciei se extinde. Populația inițială, de la care au pornit valurile migratorii, își păstrează în genere vechiul genotip, fiecare populație nouă creîndu-și un genotip nou cu atît mai diferențiat (deci mai evoluat) cu cît populația respectivă este mai depărtată de cea

inițială. Ar fi deci o evoluție progresivă, forma inițială fiind situată în zona, respectiv centrul, de răspîndire. Acest fenomen, care are loc în cadrul speciei, este adesea transpus și în evoluția taxonilor superiori.

Acest fel de a privi lucrurile face pe mulți zoologi să considere că centrul de răspîndire a unui taxon supraspecific coincide, cu regiunea în care trăiesc formele primitive. Multe din reconstituirile lui R. F. Jeannel (1942) se bazează pe acest principiu.

Fenomenul este în general mult mai complicat. Putem considera că evoluția progresivă (în sens geografic) corespunde unui stadiu inițial al răspîndirii unei specii. Evoluția continuă însă și în centrul arealului speciei, mai ales cînd au loc schimbări climatice sau de altă natură, care favorizează alte mutante decît cele inițiale. Însă chiar în condiții ecologice constante continuă să apară și în centrul arealului alte și alte mutante, dintre care unele se dovedesc competitive, astfel încît genotipul populației se schimbă. Intervin și extincții ale speciei pe mari suprafețe, urmate de o nouă colonizare, cu indivizi diferiți genotipic de cei inițiali. La aceasta se adaugă faptul că în centrul arealului genotipul este în genere mai bogat (deci posibilitatea de noi combinații este mărită), competiția mai puternică etc. și deci evoluția mai accelerată. Dacă ne referim nu la populațiile unei specii, ci la speciile unui taxon superior, regula este tocmai că speciile mai primitive supraviețuiesc la periferia arealului general, iar cele mai evoluate și competitive în partea centrală (pentru detalii, vezi capitolul al V-lea).

6. De multe ori, semnificația arealului unui taxon nu se poate face decît ținîndu-se seama și de arealul taxonului superior. De exemplu genul *Lama* este endemic în Munții Anzi din America de Sud și face parte din camelide, iar al doilea gen al acestei familii, *Camellus* este autohton în părțile aride ale Asiei; de aci, concluzia că *Lama* sau strămoșii săi provin din America de Nord și aceasta fără să fie nevoie să apelăm la paleontologie (care de altfel confirmă interpretarea). Un alt exemplu și mai evident al importanței grupului superior este cel al subfamiliei *Leuciscinae*.

Apelînd îndeosebi la factorii istorici, zoogeograful nu trebuie să neglijeze pe cei ecologici (condiții de existență, posibilități de răspîndire activă sau pasivă) și, problema fiind în primul rînd interpretarea răspîndirii taxonilor superiori, trebuie luate în seamă îndeosebi trăsăturile ecologice comune tuturor (sau majorității) speciilor taxonului respectiv. Aici se va ține seama că în cadrul unor taxoni superiori caracteristicile ecologice sînt oarecum constante, în cadrul altora, din contră, ele variază mult (vezi capitolul I).

7. Zoogeograful va căuta să folosească și datele privitoare la taxonii care, fără a fi înrudiți cu cel pe care îl studiază, au răspîndirea asemănătoare, de exemplu același areal; în cazul speciilor se va căuta în primul rînd să se stabilească care sînt speciile apațінînd aceluiași complex sau cerc de elemente faunistice. Comparația este fructuoasă îndeosebi cînd avem date paleontologice numai pentru taxonul cu care comparăm.

Pe baza celor expuse, vom încerca să interpretăm răspîndirea a trei subfamilii de pești aparținînd familiei *Cyprinidae*.

a. Subfamilia *Leuciscinae* are o răspîndire holarctică, trăind în America de Nord, Siberia, Europa, parţial în Asia vestică şi în cea estică. În America de Nord se întîlnesc mai multe genuri şi specii decît în Eurasia temperată; genurile nord-americane sînt îndeaproape înrudite între ele, cele eurasiatice mai bine diferenţiate; majoritatea genurilor americane sînt primitive şi numai cîteva specializate, iar majoritatea celor eurasiatice sînt specializate. La prima vedere am fi înclinaţi să considerăm că subfamilia este de origine nord-americană. Dar toate celelalte subfamilii ale ciprinidelor sînt est- sau sud-asiatice, iar celelalte familii înrudite cu ciprinidele (cu o excepţie: catostomidele predominant americane) au maximul de răspîndire sau trăiesc exclusiv în sud-estul Asiei. Conchidem deci că leuciscinele s-au format în Siberia dintr-un singur imigrant est-asiatic. Pătrunderea subfamiliei în America de Nord sub formă de valuri migratorii succesive dinspre Siberia şi posibilităţile ulterioare de izolare geografică şi de speciaţie în America au făcut ca în acest continent subfamilia să fie mai bine reprezentată decît în patria sa, Siberia. Paleontologia confirmă aceasta prin faptul că în Eurasia leuciscinele sînt cunoscute din oligocen, în America abia din miocen.

b. Subfamilia *Gobioninae.* Din 18 genuri, 17 sînt est-asiatice, unul singur, *Gobio,* ajunge şi în Siberia şi Europa. Printre genurile est-asiatice se întîlnesc şi cele mai primitive şi cele mai evoluate ale subfamiliei. Considerăm sigur faptul că subfamilia s-a format în Asia estică. Genul *Gobio* s-a format poate tot în Asia estică; este posibil însă şi ca el să fi luat naştere în Siberia dintr-un imigrant est-asiatic şi să fi pătruns ulterior în Asia de est (pe care de altminteri n-a populat-o complet, deoarece genul lipseşte în Japonia şi în sudul Chinei).

c. Subfamilia *Barbinae.* Marea majoritate a genurilor trăiesc în sudul (îndeosebi sud-estul) Asiei, destul de multe în Asia de est, altele în cea de vest (un gen vest-asiatic ajunge şi în Europa). În Africa trăiesc doar 4 din numeroasele genuri vest- şi sud-asiatice (din acestea au evoluat cîteva genuri mici endemic-africane), dar numărul speciilor este extrem de mare, atingînd aproape pe cel al speciilor sud-asiatice. Ţinînd seama de numărul mic al genurilor africane de identitatea acestora cu cele asiatice şi de faptul că din toate celelalte subfamilii ale ciprinidelor una singură a mai pătruns în Africa, considerăm indiscutabile originea sud-asiatică a subfamiliei şi pătrunderea sa recentă în Africa (de fapt şi paleontologia confirmă pătrunderea sa recentă). Un alt argument constă în faptul că Africa este continentul care adăposteşte cel mai mare număr de familii arhaice de peşti dulcicoli, iar supravieţuirea acestora nu ar fi compatibilă cu vechimea mare a ciprinidelor care sînt cea mai competitivă familie de peşti de apă dulce.

Din cele trei exemple date, într-unul singur (cel al gobioninelor) numărul de specii este maxim în centrul de răspîndire; în cazul barbinelor, numărul maxim de genuri se întîlneşte în centrul de răspîndire, dar numărul de specii tinde să devină maxim în zona de populare ulterioară (Africa).

Singura concluzie generalăl care se poate trage din răspîndirea celor trei subfamilii este că în patria iniţială (centrul de răpîndire) trăiesc mai

multe „grupe bazale” luate în sens filetic, nu strict taxonomic. Sub numele de grupe înţelegem primele subdiviziuni ale taxonului superior (în cazul leuciscinelor, numărul genurilor este mai mare în America decît în Eurasia, dar genurile eurasiatice sînt mai bine diferenţiate între ele, deci corespund unor ramificaţii mai vechi ale trunchiului iniţial). Într-un exemplu tratat anterior, cel al familiei *Percidae*, am conchis că familia este de origine europeană tot din motivul că în Europa se întîlnesc mai multe grupe bazale (genuri, triburi), deşi în privinţa numărului de specii America este mult mai bogată.

Cazurile în care numărul speciilor este mai mare în zona de populare ulterioară sînt foarte numeroase. Amintim, dintre exemplele citate anterior în alte scopuri, pe cele ale subgenurilor *Leuciscus* s. str. (fig. 19) şi *Squalius* (fig. 20). Ambele provin din Siberia, iar în Europa sudică şi Asia Mică au ajuns prin Europa centrală ; totuşi, faţă de o singură specie central-europeană sau euro-siberiană, numărul speciilor este mult mai mare în Asia vestică (primul subgen)sau în Asia Mică (*Squalius*). Bogăţia mai mare în specii a zonelor populate ulterior este un rezultat firesc al importanţei dublei sau repetatei colonizări în speciaţie.

Mai dificilă este reconstituirea evoluţiei arealelor la taxonii care trăiesc în continente distanţate, îndeosebi în cele sudice, şi am arătat la timpul său că aceste răspîndiri pot fi explicate şi prin translaţia continentelor şi prin răspîndirea prin nord (vezi capitolul al V-lea — argumentaţia lui D a r l i n g t o n cu privire la originea nordică a taxonilor sudici, argumentaţie exemplificată prin răspîndirea tribului *Mygapodini*). În cazurile acestor grupe se pune problema originii nordice sau gondwaniene ; dacă admitem originea gondwaniană (cazurile familiilor *Acavidae*, *Spirostreptidae*, *Characidae*, menţionate în concluziile capitolului al V-lea), este puţin important dacă patria iniţială a fost America de Sud sau Africa, respectiv India ori Australia, şi nici nu am avea argumente în această privinţă (afară de eventuale date paleontologice). Răspîndirea acestor taxoni a avut loc într-un trecut atît de îndepărtat, încît stabilirea regiunii în care se întîlnesc mai multe specii sau mai multe „grupe bazale” nu spune mare lucru.

Înainte de a încheia, să revenim la metoda grupului-soră cel mai înrudit. W. H e n n i g a introdus această metodă într-o lucrare de principii taxonomice (1950); ulterior, el a căutat să-i dea o semnificaţie zoogeografică, analizînd fauna de diptere a Noii Zeelande (1960). El a stabilit pentru fiecare taxon endemic în această ţară (specie, grup de două specii-surori etc.) regiunea unde trăieşte grupul-soră cel mai înrudit, constatînd că în majoritatea cazurilor această regiune este Australia, în altele America de Sud sau în acelaşi timp Australia şi America de Sud; există însă şi taxoni comuni acestor două continente, dar care lipsesc în Noua Zeelandă. Căutînd mai departe grupele-surori de rang superior ale taxonilor prezenţi în cele trei regiuni sudice reci (sau în două dintre ele), W. H e n n i g constată că în majoritatea cazurilor aceste grupe-surori trăiesc în emisfera nordică sau în sudul Asiei. De aici, concluzia că ţinuturile sudice reci şi temperate s-au populat independent dinspre nord (concluzie la care a ajuns şi D a r l i n g t o n (1965), fără să urmeze însă aceeaşi argumentaţie).

O. K r a u s (1964), tratînd problemele originii unui grup de animale răspîndite în Africa şi America de Sud, de exemplu familia *Spirotrepsidae* dintre diplopopode, constată că grupul-soră cel mai înrudit este familia *Harpacophoridae*, răspîndită în sudul Africii, sudul Asiei şi parte din Australia şi Noua Zeelandă. Din faptul că ambele grupe au un areal sudic (gondwanian), el conchide că răspîndirea lor s-a făcut graţie legăturii directe (în sens wegenerian) dintre continentele sudice, iar nu prin nord.

După părerea noastră, problema grupului-soră este strîns legată de cea a speciaţiei. Cînd cele două grupe-surori sînt specii îndeaproape înrudite, este normal ca arealele lor să fie total sau în cea mai mare parte vicariante. Dacă totuşi arealele a două specii, rude apropiate, se suprapun aproape total, sîntem în măsură să afirmăm că a avut loc o invadare recentă a arealului unei specii de către cealaltă, care în arealul său iniţial a fost distrusă de un eveniment brutal, ca, de exemplu, glaciaţia cuaternară (cazul masivelor de refugiu în care coexistă două sau mai multe specii înrudite, dintre care cel puţin una a fost alungată din arealul iniţial de efectele glaciaţiei).

Cînd grupele-surori sînt mai în depărtate din punct de vedere taxonomic, este normal ca arealele lor să se suprapună în cea mai mare parte, dacă nu total. Se cunosc însă şi cazuri cînd arealele lor sînt total vicariante; vicarianţa poate avea una din următoarele cauze:

1. Existenţa unei bariere puternice şi de lungă durată (de exemplu genurile de peşti *Biwia* din Japonia şi *Microphysogobio* de pe continent).

2. Posibilităţi reduse de răspîndire (cazul multor genuri cavernicole).

3. Extincţia uneia sau a ambelor grupe-surori într-o parte a arealului. Extincţia este evidentă mai ales în cazurile cînd arealele celor două grupe sau cel puţin centrele de răspîndire nu numai că nu se suprapun ori se întretaie, ci sînt foarte distanţate, respectiv există o discontinuitate în răspîndire.

4. Un caz special de extincţie are loc cînd între cele două grupe-surori există relaţii drastice de competiţie, unul din ele eliminîndu-l pe celălalt oriunde ajung împreună (cazul agamidelor şi iguanidelor, amintit în repetate ori) (fig. 9).

Primele două categorii de cauze determină vicarianţe primare, următoarele două vicarianţe secundare.

Problema dacă din arealul comparat al grupelor-surori se poate conchide că unele grupe prezente numai pe continentele sudice au origine gondwaniană sau s-au răspîndit prin nord este dificilă. Argumentul lui O. K r a u s, amintit anterior (ambele grupe-surori sînt răspîndite în sud, originea este gondwaniană), nu-l considerăm hotărîtor, deoarece sînt şanse ca ambele grupe să fi fost eliminate în nord de forme mai competitive. Dacă grupul-soră al taxonului sudic trăieşte pe emisfera nordică, sînt mari şanse ca şi grupul sudic să aibă origine nordică; soluţia inversă (origine sudică a ambelor, pătrunderea ulterioară a unuia în nord) este posibilă, dar foarte improbabilă; ar fi greu de explicat de ce un taxon provenit

din continente sudice ar fi pătruns în cele nordice şi ar fi dispărut în sud, cînd tocmai aici supravieţuiesc grupele arhaice, În fine, există şi posibilitatea ca taxonul să fi pătruns din nord într-un singur continent sudic, (de exemplu în Africa, şi de aici să se fi răspîndit în celelalte graţie translaţiei continentelor.

Considerăm că este totdeauna important să se stabilească gradul relativ de competitivitate a diverselor perechi de grupe-surori sau cel al ambelor grupe ale unei perechi în raport cu alţi taxoni avînd o ecologie asemănătoare.

CAPITOLUL 8

Problemele zoogeografiei animalelor de apă dulce

ORIGINEA FAUNEI DE APĂ DULCE ŞI GRUPELE DE ANIMALE DULCICOLE

Fauna de apă dulce pune probleme zoogeografice speciale, diferite atît de cele ale faunei marine, cît şi terestre. În majoritatea lucrărilor generale de zoogeografie, fauna dulcicolă este tratată alături de cea terestră, respectiv în cadrul acesteia (Th. Arldt, 1907, 1938; W. Reinig, 1937; Fr. Dahl, 1921–1922, 1925; L. F. de Beaufort, 1951, în parte chiar Ph. Darlington, 1957). Lucrări speciale de zoogeografie dulcicolă s-au publicat în genere pentru cîte un singur grup de animale, în special pentru peşti (A. Günther, 1880; L. S. Berg, 1912, 1932, 1948–1949; P. Bănărescu, 1960). Zoogeografia unor grupe de nevertebrate de apă dulce a fost tratată în ansamblu (pe plan mondial) în capitolele unor mari tratate de zoologie: *Handbuch der Zoologie* sub redacţia lui W. Kükenthal, *Traité de Zoologie* sub redacţia lui, P. Grassé şi, mult mai complet, în Bronn, *Klassen und Ordnungen des Tierreichs* (H. Simroth, 1905, Gasteropodele; H. Autrum, 1939, Hirudineele; F. Haas, 1955, Lamelibranhiatele; H. Balss, 1957, Crustaceele decapode).

Dintre lucrările care tratează în mod unitar răspîndirea geografică a mai multor grupe de animale dulcicole, menţionăm pe cea a lui T. Iredale şi G. P. Whitley (1938), completată de G. P. Whitley (1947) privitoare la peştii şi moluştele de apă dulce din Australia, cu indicaţii şi asupra altor grupe de animale dulcicole din acest continent, şi îndeosebi sinteza lui A. Thienemann (1950) asupra tuturor animalelor de apă dulce ale Europei. O lucrare de ansamblu asupra zoogeografiei principalelor grupe de animale dulcicole din toată lumea, dar la nivel oarecum de popularizare, este cea a lui G. D. Vasiliu şi P. Bănărescu (1960). În fine, G. de Lattin (1967) tratează în capitole separate zoogeografia animalelor marine, a celor de apă dulce şi a celor terestre.

Se poate considera ca sigur faptul că viaţa a apărut în mări şi ulterior unele organisme au pătruns în apele dulci şi pe uscat; fauna dulcicolă

derivă deci din cea marină. Părerea după care primele mări ar fi conținut apă dulce s-a dovedit eronată (R. F u r o n, 1958). Animalele terestre provin în parte din cele dulcicole (de exemplu reptilele de amfibieni), în parte direct din cele marine (de pildă unele prosobranhiate și unii crabi; este posibil, dar lipsesc documentele ca și strămoșii miriapodelor, insectelor și arahnidelor să fi trecut direct de la viața marină la cea terestră fără un stagiu prealabil dulcicol). Dar apele dulci adăpostesc și un important contingent de animale de origine terestră. În cadrul faunei dulcicole se disting astfel două mari grupe de animale:

1. Animale primar-acvatice, deci implicit de origine marină: toate protozoarele, spongierii, celenteratele, diversele grupe de așa-ziși viermi (afară poate de unele oligochete), crustaceele, apoi prosobranhiatele și lamelibranhiatele dintre moluște și, în fine, ciclostomii, selacienii și peștii dulcicoli. În cadrul acestor grupe mari există taxoni superiori (familii etc. și chiar subclase) care sînt în întregime dulcicoli (sau cel mult din care anumite specii au ajuns ulterior secundar-marine), precum și genuri și specii aparținînd unor familii predominant sau de origine marină. Problema va fi tratată în subcapitolul următor.

2. Animale dulcicole de origine terestră: gasteropodele pulmonate, hidracarienii, familia *Argyronetidae* dintre aranee și toate insectele acvatice. Dintre acestea sînt unele care numai în stadiul larvar sînt acvatice, adultul fiind terestru. La unele dintre aceste insecte, adulții au o viață foarte scurtă și nu se depărtează de rîul sau lacul în care au trăit ca larvă; aceste grupe pot fi deci considerate, din punct de vedere zoogeografic, ca total acvatice. Așa sînt efemeropterele, plecopterele, trihopterele și o serie de familii de diptere, în primul rînd chironomidele. La alte grupe de insecte acvatice numai în stadiul larvar, adulții au, din contră, mari posibilități de zbor, depășind cu ușurință bazinele fluviatile. În această categorie intră în primul rînd odonatele (libelulele). Din punct de vedere zoogeografic, aceste insecte apar deci mai mult terestre decît acvatice.

În schimb, alte animale dulcicole de origine terestră, gasteropodele pulmonate [45], hidracarienii, argironetidele, iar dintre insecte coleopterele și heteropterele sînt toată viața acvatice. O serie de specii aparținînd acestor două ordine, fără a avea un stadiu terestru, pot zbura pe distanțe variabile.

Delimitarea animalelor dulcicole atît față de cele marine, cît și față de cele terestre este dificilă, mai ales că se pune problema nu numai a speciilor, ci și a taxonilor superiori, care conțin specii dulcicole, marine și terestre. Delimitarea față de animalele marine este complicată, datorită eurihalinității unor specii, existenței a numeroase specii, mai ales între pești, care întreprind migrațiuni regulate din mare în apele dulci sau in-

[45] Din cele două ordine ale subclasei pulmonatelor, *Bassomatophora* cuprinde îndeosebi specii dulcicole, dar și cîteva (aparținînd familiilor *Elobiidae*, *Otinidae*, *Gadiniidae* etc.) terestre sau de țărm, în parte chiar marine. Al doilea ordin, *Stylommatophora*, cuprinde numai forme terestre.

vers, şi fenomenului adaptării permanente a noi forme în apele dulci. Acestor probleme li se consacră subcapitolul următor.

Delimitarea animalelor de apă dulce faţă dn cele terestre este dificilă datorită atît existenţei a numeroase grupe şi specii care sînt acvatice în stadiul larvar şi terestre ca adulţi, cît mai ales existenţei unor animale hidrofile (de umezeală) ce trăiesc în imediata vecinătate a apelor, în apă, şi pe ţărm. Dintre insectele acvatice numai în stadiul larvar, sîntem de părere că pot fi încadrate, din punct de vedere zoogeografic, între animalele dulcicole ordinele şi familiile amintite anterior, ai căror adulţi nu se depărtează de apă : trihopterele, efemeropterele etc. Amfibienii sînt şi ei acvatici ca larve şi tereştri ca adulţi. Spre deosebire de insecte, care sînt de origine terestră şi ulterior au devenit parţial acvatice, amfibienii sînt un grup de animale care s-au format în apele dulci din peşti dulcicoli şi au ieşit ulterior pe uscat, rămînînd legate de apele dulci prin dezvoltarea larvară. Unele specii de amfibieni dintre gimnofioni şi anure nu au larve acvatice; din contră, alţi gimnofioni sînt toată viaţa acvatici. Dintre urodele, exclusiv acvatice, sînt familiile *Cryptobranchidae*, *Amphiumidae*, *Proteidae* şi *Sirenidae*; la celelalte 4 familii adulţii sînt tereştri, dar cu un grad avansat de higrofilie (higrofilia este mai redusă la una din aceste familii, *Plethodontidae*). Anurele sînt ca adulţi aproape exclusiv terestre, dar unele genuri şi specii — *Ascaphus*, *Bombina*, *Alytes*, *Rana esculenta*, *R. ridibunda* ş. a. — trăiesc în mod permanent dacă nu chiar în apă, cel puţin în imediata vecinătate a acesteia (ocazional putîndu-se depărta de apă, de exemplu în timpul nopţilor ploioase). Şi celelalte anure sînt higrofile (dar mai puţin decît urodelele), însă au posibilitatea de a depăşi uşor bazinele fluviatile, comportîndu-se deci din punct de vedere zoogeografic ca animale terestre.

Printre animalele higrofile, distincţia dintre formele terestre şi cele dulcicole este dificilă în cadrul nevertebratelor inferioare : plathelminţi (există planarii terestre, alături de cele dulcicole), anumiţi nemerţieni, hirudinee, oligochete. Specii aparţinînd acestor grupe se întîlnesc unele în solul foarte umed din imediata vecinătate a apelor, altele fie în mîlul subacvatic şi în sol, fie pe ţărm în zona permanent umectată, aşa încît nu avem practic un criteriu obiectiv de a le clasa între animalele dulcicole sau între cele terestre. Se pune problema acestei clasări nu numai pentru specii, ci şi pentru taxoni superiori, ca, de exemplu, familiile *Erpobdellidae*, în parte chiar *Hirudinidae* şi *Trematobdellidae* dintre hirudinee. Animale amfibii (respectiv care nu pot fi categorisite în mod cert nici printre cele dulcicole, nici printre cele terestre) se întîlnesc şi în cadrul altor grupe : coleoptere şi alte insecte, unele pulmonate gasteropode (mai ales din familia *Elobiidae*; chiar speciile genului acvatic *Physa* ies uneori pe ţărm). În fine, între grupe evident acvatice există specii mărunte care trăiesc şi în medii terestre foarte umede, cum ar fi, de exemplu, pelicula de apă de pe stratul inferior al frunzelor din litierele umede ; în acest mediu se întîlnesc specii de rotifere şi copepode. Chiar între decapodele şi amfipodele de apă dulce, unele specii se avîntă pe uscat.

Animale amfibii legate de apele dulci, dar care ies şi pe uscat sînt şi o serie de reptile : familiile *Chelydridae*, *Kinosternidae*, *Dermatemyidae*, *Platysternidae*, *Emydidae*, *Carettochelydidae*, *Pelomedusidae*, *Chelidae* dintre chelonieni, majoritatea crocodilienilor şi cîţiva ofidieni. În fine, există şi mamifere, dar mai ales păsări legate de apele dulci ; dar, prin posibilităţile lor de deplasare, reprezentanţii dulcicoli ai acestor două clase se încadrează zoogeografic între animalele terestre.

Grupele de animale cele mai importante pentru zoogeografia dulcicolă sînt peştii, lamelibranhiatele, prosobranhiatele şi malacostraceele, apoi anostracele, filopodele (afară de cladocere), copepodele, iar dintre insecte plecopterele, efemeropterele şi trihopterele, deci grupe între care nu se întîlnesc animale amfibii. Importanţă zoogeografică mare au şi turbelariatele, dar acestea sînt încă prea puţin cunoscute pe plan mondial. Problema delimitării animalelor dulcicole se pune deci mai mult faţă de cele marine decît faţă de cele terestre.

CATEGORII DE ELEMENTE DULCICOLE DINTRE ANIMALELE PRIMAR-ACVATICE

PEŞTI

Principalele grupe de animale de apă dulce provin din mări, deci sînt primar-acvatice. Printre acestea se întîlnesc specii marine eurihaline (migratoare sau sedentare), colonii sau rase dulcicole ale unor specii marine, genuri şi specii dulcicole aparţinînd unor familii marine şi, în fine, familii sau chiar taxoni superiori exclusiv dulcicoli. S-a pus de mult problema de a se distinge între aceste animale diverse categorii, în funcţie de gradul lor de adaptare la apa dulce, respectiv de vechimea în apele dulci.

Problema a fost atacată în primul rînd de ihtiologii care s-au ocupat de zoogeografia peştilor dulcicoli, luîndu-se ca bază familia ; speciile aparţinînd unor familii întîlnite exclusiv în apele dulci erau considerate adevărat dulcicole, iar cele aparţinînd unor familii reprezentate şi în mări erau considerate specii dulcicole de origine marină. Acest punct de vedere, destul de simplist, a persistat pînă în urmă cu circa 30 de ani. Abia în 1938, G. S. Myers a dat o clasificare riguroasă a peştilor dulcicoli, luînd ca punct de plecare tot familia ; dar el a atras atenţia asupra faptului că între familiile considerate adevărat dulcicole sînt unele ai căror reprezentanţi se întîlnesc, cel puţin ocazional, şi în ape salmastre sau chiar marine ori cel puţin suportă un grad avansat de salinitate şi deci au avut posibilitatea să se răspîndească şi prin mare (pe distanţe nu prea mari). Pe baza aceasta, Myers distinge următoarele categorii printre peştii dulcicoli, categorii care au fost adoptate şi de o serie de autori (G. S. Myers, 1949, 1951, 1953, 1966, 1967 ; Ph. Darlington, 1948, 1957 ; P. Bănărescu, 1964 ; R. R. Miller, 1966).

Pești primar - dulcicoli; aparțin unor familii răspîndite numai în apele dulci și sînt strict eurihalini, suportînd cel mult o apă ușor salmastră.

În această categorie intră următoarele familii, respectiv taxoni superiori de pești (teleosteenii clasificați după sistemul propus de P. H. Greenwood și colab., 1966; vezi P. Bănărescu, 1968):

Subclasa *Dipnoi*, două familii actuale, *Ceratodontidae* în Australia, *Lepidosirenidae* în America de Sud și Africa.

Subclasa *Brachiopterygii*, unica familie *Polypteridae* în Africa.

Ordinul *Amiiformes*, unica familie *Amiidae* în America de Nord.

Familia *Polyodontidae* dintre *Acipenseriformes* în America de Nord (bazinul Mississippi) și în China.

Superordinul *Osteoglossomorpha*, 6 familii (*Osteoglossidae* în America de Sud, Africa, sud-estul Asiei, nordul Australiei; *Notopteridae* în Africa și Asia de Sud; *Mormyridae*, *Gymnarchidae*, *Pantodontidae* în Africa; ultima familie, *Hyodontidae*, în America de Nord [46].

Superordinul *Ostariophysi*, ordinul *Siluriformes*, avînd 29 de familii primar-dulcicole (13 în America de Sud, 3 în Africa, 3 în Africa și Asia, 9 în Asia — una din ele ajungînd și în Europa —, iar ultima familie în America de Nord), și *Cypriniformes* cu subordinele *Characoidei* (o familie în America de Sud și Africa, 12 în America de Sud, trei în Africa), *Gymnotoidei* (4 familii în America de Sud) și *Cyprinoidei* (subordinul este răspîndit în întreaga megagee, afară de insula Madagascar; din cele 7 familii, una are maximul de răspîndire în America de Nord, avînd și un gen est-asiatic, 4 trăiesc în sud-estul Asiei, una — *Cobitidae* — în Eurasia, atingînd tangențial Africa, iar cea mai mare, *Cyprinidae*, pe întreg arealul subordinului, avînd centrul de răspîndire în sud-estul Asiei).

Ordinul *Pericopsiformes*, 3 familii în America de Nord.

Ordinul *Channiformes* (*Ophicephaliformes*), o familie în Asia tropicală și estică și în Africa.

Subordinul *Esocoidei*, 3 familii în regiunea holarctică, atingînd tangențial nordul Asiei estice.

Subordinele *Anabantoidei* (4 familii), *Luciocephaloidei* (o familie), *Mastacembeloidei* (2 familii), în Asia sudică, estică și în Africa.

Familiile *Denticipitidae*, *Kneriidae*, *Phractolaemidae* (în Africa), *Percidae* (regiunea holarctică). *Centrarchidae* (America de Nord), *Nandidae* (sudul Asiei, Africa, America de Sud).

La acestea s-ar mai putea adăuga, după L. F. de Beaufort (1964) și P. Bănărescu (1968), familia *Melanotaeniidae*, răspîndită în Australia și insulele platformei continentale australiene. Ultimul autor este de părere că potamotrigonidele, unica familie de apă dulce a selacienilor, răspîndită exclusiv în apele dulci ale Americii de Sud și Africii, poate fi atribuită tot peștilor primar-dulcicoli.

---

[46] Conform clasificației lui D. E. McAllister (1968), redactată aproape în același timp cu cea a lui Greenwood și colab., dar apărută ulterior, familia *Hyodontidae* n-ar face parte dintre osteoglosomorfe, ci ar reprezenta un subordin al clupeiformelor.

/ Pești secundar-dulcicoli[47]; aparțin unor familii răspîndite în general numai în apele dulci, dar dintre care unele specii sînt eurihaline, întîlnindu-se ocazional și în mare; se consideră, și pe bună dreptate, că acești pești au putut străbate brațe marine nu prea late.

Din acest grup fac parte:

Ordinul *Lepisosteiformes*, cu o singură familie, *Lepisosteidae*, în America de Nord, Centrală și Cuba.

Subordinul *Cyprinodontoidei* (din ordinul *Atheriniformes* = *Cyprinodontiformes*), are maximul de răspîndire în America Centrală; din cele 8 familii, principala, *Cyprinodontidae*, se întîlnește în părțile tropicale ale celor două Americi (inclusiv Antilele), Africa, sudul Europei și sud-vestul Asiei; familia *Poeciliidae* în cele două Americi (și Antile), *Goodeidae* numai în Mexic, *Anablepidae* în America de Sud și Centrală, *Jenynsiidae* în jumătatea sudică a Americii de Sud, *Oryziatidae* în Asia sudică și estică *Adrianichthyidae* în Sulawesi (Celebes), *Horaichthyidae* în India.

Familia *Cichlidae* în America de Sud și Centrală, Africa, Israel (poate și în R. A. Siria), insula Madagascar, sudul Indiei.

În această categorie s-ar mai putea eventual încadra familiile care conțin mai ales specii dulcicole, dar și unele permanent salmastricole; reprezentanții acestor familii au în general un grad avansat de eurihalinitate:

Familia *Phallostethidae*, Thailanda, peninsula Malacca, Kalimantan (=Borneo), insula Luzon (arhipelagul Filipinelor).

Familia *Neostethidae* (îndeaproape înrudită cu precedenta), Malacca.

Familia *Indostomidae*, o specie în Birmania.

Familia *Synbranchidae*, America de Sud și Centrală, Africa, Asia sudică, nordul Australiei.

Familia *Amphipnoidae*, din India pînă în nordul Australiei (îndeaproape înrudită cu precedenta).

Pești dulcicoli diadromi; în această categorie intră peștii migratori, anadromi și catadromi. Principalele familii ce conțin specii migratoare sînt:

Familia *Petromyzonidae* (dintre ciclostomi), cu răspîndire bipolară — zona rece și temperată nordică (inclusiv nordul Asiei estice) și cea sudică (sudul Australiei, Noua Zeelandă, sudul Americii de Sud).

Familia *Acipenseridae*, regiunea holarctică și Asia estică.

Familia *Salmonidae*, aceeași răspîndire, dar cu un grad mai avansat de criofilie.

Familia *Plecoglossidae*, Asia estică.

Familia *Gasterosteidae*, regiunea holarctică și Asia estică.

Aceste 5 familii sînt singurele ai căror reprezentanți se reproduc exclusiv în apă dulce; majoritatea sînt migratori, dar există și populații, rase geografice, specii și chiar genuri permanent dulcicole (în schimb, nici

[47] În limba engleză: „Secondary division fresh-water fishes"; corect în română ar fi deci: al doilea grup de pești dulcicoli.

o specie permanent marină!). Aplicarea legii biogenetice în ecologie și zoogeografie ar fi o indicație că aceste familii ar fi la origine dulcicole; faptul însă că trăiesc o bună parte a vieții în mare le dă posibilitatea să se răspîndească prin mări; din punct de vedere zoogeografic, acești pești intră deci în marea categorie a peștilor dulcicoli de origine marină [48].

Specii anadrome există și în cadrul altor familii: *Clupeidae*, *Osmeridae*, *Salangidae* etc.

O singură familie, *Anguillidae*, constă exclusiv din specii catadrome, cu genul unic *Anguilla* răspîndit pe aproape întreg globul.

Dificilă este problema a trei familii înrudite între ele, răspîndite în apele dulci ale zonei temperate sudice Australia, Noua Zeelandă, Noua Caledonie, America de Sud, sudul Africii): *Galaxiidae*, *Retropinatidae* și *Aplochitonidae*. Majoritatea speciilor sînt cantonate în apele dulci, dar cîteva din toate cele trei familii se întîlnesc și în mare; dintre acestea, *Retropinnatidae* se reproduc numai în apele dulci, deci ar fi anadrome, iar speciile aparținînd celorlalte două familii se reproduc în mare. Aceste trei familii, precum și salangidele (familie nordică, ce conține specii marine și anadrome) formează împreună subordinul *Galaxioidei*, în cadrul căruia se pare că a avut loc trecerea de la tipul anadrom la cel catadrom de migrațiune [49], apoi la viața exclusiv dulcicolă.

Pești dulcicoli derivați [50] sînt specii sedentare în apele dulci, nu suportă apa marină, dar aparțin unor familii de origine marină. Și această categorie este variată, existînd nu numai specii, ci și genuri exclusiv dulcicole; chiar unele familii cantonate în apele dulci sînt încadrate în această categorie, considerîndu-se că ele provin din strămoșii marini nu prea depărtați: familiile *Cottocomephoridae* și *Comephoridae* în Baikal, *Gadopsidae* și eventual *Melanotaeniidae* în Australia, *Cheimarrhichtyidae* în Noua Zeelandă, eventual *Potamotrygonidae* (această ultimă familie, precum și melanoteniidele le încadrăm între peștii primar-dulcicoli).

Evident, genurile exclusiv dulcicole au o vechime mai mare în apele dulci și altă semnificație decît speciile dulcicole ale unor genuri predominant marine.

Patru genuri permanent dulcicole aparțin unor familii esențialmente anadrome: *Scaphirhynchus* (America de Nord) și *Pseudoscaphrhynchus* (bazinul Mării Aral) dintre acipenseride, *Eudontomyzon* (bazinul Mării Negre și Asia estică) dintre petromizonide, *Thymallus* (regiunea holarctică

[48] Reprezentanții acestor familii au însă și posibilitatea de a se răspîndi pe cale continentală, prin captări de rîuri; de exemplu, în bazinul Eufratului, salmonidele au pătruns pe această cale din Asia Mică, iar nu pe cale marină din Oceanul Indian.

[49] Atît după clasificația lui Greenwood și colab. (1966), cît și după cea a lui D. E. McAllister (1968), salangidele și retropinatidele anadrome ar fi mai primitive decît galaxiidele și aplochitonidele catadrome.

[50] „Vicarious fresh-water fishes"; termenul a fost tradus de P. Bănărescu (1964), la sugestia lui I. Fuhn, prin derivați.

şi nordul Asiei estice) dintre salmonide, considerat de unii autori ca reprezentînd o familie distinctă.

Principalele familii marine nemigratoare care conţin genuri exclusiv dulcicole sînt :

Familia *Clupeidae*, 9 genuri în Africa, 1 în Australia.

Familia *Atherinidae*, genul *Lebidesthes* în America de Nord, 3 genuri în Mexic şi America Centrală, 3 în insula Madagascar, unul, *Telmatherina*, în Sulawesi, 2 în Australia şi Noua Guinee.

Familia *Brotulidae*, genurile cavernicole, *Typhliasina* în peninsula Yucatan (Mexic), *Stygicola* şi *Lucifuga* din Cuba.

Familia *Hemirhamphidae*, genurile *Dermogenys* şi *Hemirhamphodon* în Indochina şi arhipelagul Indoneziei, *Nomorhamphus* endemic în Sulawesi.

Familia *Gadidae*, genul monotipic *Lota* în regiunea holarctică şi nordul Asiei estice.

Familia *Cottidae*, genul *Cottus* cu circa 36 de specii, avînd aceeaşi răspîndire; numărul maxim de specii se întîlneşte în bazinul Pacificului (estul Asiei şi vestul Americii de Nord).

Familia *Serranidae*, circa 5 genuri în Australia, 2 în sudul Americii de Sud, 3 (*Siniperca*, *Coreoperca*, *Lateolabrax*) în Asia estică.

Ordinul *Siluriformes* dintre *Ostariophysi* cuprinde, pe lîngă cele 29 de familii primar-dulcicole amintite anterior, două familii secundar-marine; unii dintre reprezentanţii acestora s-au reîntors în apele dulci, unde au dat genuri dulcicole derivate : *Plotosidae* cu circa 3 genuri dulcicole în Australia şi Noua Guinee, *Ariidae* cu circa 13 genuri dulcicole în Indonezia, Noua Guinee şi Australia şi unul în America Centrală.

Familia *Gobiidae* (guvizii) are numeroase genuri exclusiv dulcicole şi salmastricole (de exemplu 5 în bazinul ponto-caspic, 5 în Asia estică, numeroase în Australia, Filipine etc.). Spre deosebire însă de majoritatea genurilor dulcicole ale familiilor precedente, al căror areal cuprinde regiuni continentale întinse şi care s-au răspîndit pe cale continentală, răspîndirea genurilor de gobiide este în dependenţă de regiunea marină din care provin (se vede clar originea marină destul de recentă). În genere, gobiidele nu pătrund adînc în interiorul continentelor; cea mai remarcabilă excepţie o constiuie genul monotipic *Chlamydogobius* din centrul Australiei.

P e ş t i d u l c i c o l i c o m p l e m e n t a r i; sînt cei care aparţin unor familii marine şi care devin dominanţi în regiunile în care lipsesc sau sînt foarte rari peştii primar-dulcicoli, cei secundari şi cei derivaţi. În această categorie intră mai ales specii dulcicole aparţinînd unor genuri marine (de exemplu *Gobiesox*, *Blennius*) şi chiar unele genuri constînd exclusiv din specii dulcicole, dar care, spre deosebire de genurile aparţinînd categoriei anterioare, se întîlnesc în insule şi în regiuni avînd o reţea fluviatilă slab dezvoltată şi neconţinînd aproape de loc peşti primar-dulcicoli. Aşa sînt, de exemplu, două genuri dulcicole de mugilide din America Centrală (*Joturus*, *Dejaus*) şi altul din America

Centrală și insula Madagascar (*Agonostomus*). Cei mai mulți pești dulcicoli complementari aparțin familiei *Gobiidae*, citată anterior; chiar majoritatea genurilor exclusiv dulcicole ale acesteia, cu excepția lui *Chlamydogobius*, aparțin categoriei celor complementari.

Pești sporadic-dulcicoli; sînt cei foarte eurihalini nemigratori, care se întîlnesc în mod obișnuit atît în mare, cît și în apele dulci; de exemplu la noi, guvidul *Proterorhinus marmoratus* (în toate zonele Mării Negre, iar în susul Dunării pînă în Austria) și acul de mare, *Syngnythus nigrolineatus* (în mare, iar pe Dunăre pînă în Oltenia); în regiunile în care ihtiofauna dulcicolă propriu-zisă lipsește cu desăvîrșire, ca în micile ape dulci din insulele Polineziei, se întîlnesc aproape exclusiv pești sporadic-dulcicoli.

Unii autori (Ph. Darlington, 1957) reunesc ultimele patru categorii sub numele de pești dulcicoli periferici, considerînd că ei au populat continentele dinspre periferia acestora, spre deosebire de peștii primar- și secundar-dulcicoli.

S-au adus unele obiecții cu privire la categoriile de pești dulcicoli stabilite de Myers; principala ar fi că peștii primar-dulcicoli nu reprezintă un grup taxonomic unitar, ci reunesc ordine și familii distincte, a căror origine și vechime în apele dulci variază.

După părerea noastră, Myers și-a cîștigat merite incontestabile prin clasificația introdusă; dar, ca orice clasificație care nu este strict filogenetică, ea păstrează un oarecare grad de relativitate.

Taxonii de pești primar-dulcicoli sînt neechivalenți atît taxonomic, cît și ca vechime, deci semnificația lor nu poate fi exact aceeași. Grupele de neteleosteeni — dipnoii, polipteriformele, poliodontidele, amiidele — sînt mai vechi decît teleosteenii și probabil populau apele dulci într-o perioadă anterioară diferențierii unor familii și ordine de teleosteeni. Atragem atenția și asupra unei remarci anterioare (P. Bănărescu, 1968) după care potamotrigonidele, familie dulcicolă de selacieni, ar putea avea o vechime în apele dulci cel puțin tot atît de mare ca cea a familiilor și ordinelor primar-dulcicole de teleosteeni și chiar de ganoizi, știind că selacienii sînt mai vechi decît peștii propriu-ziși. Chiar genurile exclusiv dulcicole ale familiei arhaice *Clupeidae* (considerate între peștii dulcicoli derivați) ar putea avea în apele dulci o vechime tot atît de mare ca unele familii considerate primar-dulcicole, ca, de exemplu, centrarchidele.

În enumerarea grupelor primar-dulcicole de teleosteeni, am amintit două supraordine, două ordine, trei subordine și șase sau șapte familii aparținînd unor subordine marine. Este evident că existența exclusiv în apele dulci a unui supraordin sau ordin are o semnificație mai mare decît cea a unei familii.

O primă indicație de relativitate a categoriilor lui Myers sînt deci neechivalența taxonomică și vechimea probabil diferită a taxonilor incluși între peștii primar-dulcicoli.

O a doua observație este că eurihalinitatea variază atît în cadrul peștilor primar-dulcicoli, cît și în al celor secundar-dulcicoli. Astfel, oficefalidele, mastacembelidele, anabantidele, nandidele și unele siluriforme, care se întîlnesc frecvent în ape tulburi și murdare, suportă apa salmastră și chiar destul de sărată în mai mare măsură decît ciprinidele și alte familii primar-dulcicole (E. G. Silas, 1955) și au putut ocazional să se răspîndească și prin ape salmastre; aceste familii ar reprezenta deci oarecum un grup de trecere între cele primar-dulcicole și cele secundar-dulcicole.

Dintre familiile secundar-dulcicole, ciprinodontidele sînt mai eurihaline decît poecilidele și ciclidele, iar acestea decît goodeidele și anablepidele; și mai eurihaline sînt însă sinbranchidele și celelalte 4 familii incluse de Darlington între peștii periferici, dar pe care noi le includem în grupa celor secundar-dulcicoli.

În fond, gradul de eurihalinitate pe care se bazează împărțirea familiilor de pești dulcicoli în categoriile respective variază mult chiar în cadrul aceleiași familii. Dacă în ansamblu familiile secundar-dulcicole sînt mai tolerante la salinitate decît cele primar-dulcicole, există și printre ele specii strict intolerante la salinitate și tot atît de intolerante sînt unele specii aparținînd la familii periferice. Pe de altă parte, chiar în cadrul familiilor primar-dulcicole există specii cu un grad mai avansat de eurihalinitate; de exemplu în bazinul ponto-caspic, unele specii și rase aparținînd genurilor de ciprinide *Rutilus*, *Chalcalburnus*, *Vimba* (acest gen și în bazinul baltic), percidele *Stizostedion marinum* și *Percarina demidoffi*; aceste specii se întîlnesc frecvent în apă salmastră (nu propriu-zis marină), ultima chiar exclusiv în această apă. În Asia estică trăiesc cîteva ciprinide aparținînd genului *Tribolodon* (îndeaproape înrudit cu *Leuciscus* de la noi, îndeosebi cu subgenul *Telestes*), care se întîlnesc în plin ocean, reproducîndu-se însă în apa dulce. Simpla întîmplare a făcut ca acest gen să apară într-o regiune în care nu a avut posibilitatea să se răspîndească pe cale marină în alt continent. Un echivalent biologic al lui *Tribolodon* în Indonezia ar fi avut posibilitatea să se răspîndească pînă în Australia, iar ciprinidele n-ar mai fi fost plasate între peștii primar-dulcicoli. Considerăm de altfel că un gen aparținînd unei familii primar-dulcicole, *Scleropages* (dintre osteogloside), reprezentat printr-o specie în Indochina și Indonezia vestică, prin alta în Noua Guinee și nordul Australiei, s-a răspîndit prin mare (eventual cu o ocazie unică în istoria pămîntului). Aceste două specii sînt prea înrudite între ele spre a putea presupune că s-ar fi răspîndit grație legăturii mezozoice (prejurasice!) dintre cele două mase continentale și considerăm că specia australiano-neoguineană a ajuns în arealul ei actual prin mare.

Trebuie discutat termenul „periferici", care a fost adoptat de Darlington spre a desemna în ansamblu peștii diadromi, cei derivați, cei complementari și cei sporadici. Acest termen a fost preluat în fond de la J. T. Nichols (1943), care l-a folosit spre a desemna nu un grup

biologic sau taxonomic, ci anumite faune ihtiologice regionale. N i c h o l s împarte ihtiofaunele dulcicole în modul următor :

I. Periferice : 1, boreală,
- 2, australă,
- 3, insulară și australiană : A, australiană,
  - B, insulară a, madagasică,
    - b, antilelor,
    - c, oceanică.

II. Continentale : 1, nordică : A, holarctică a, palearctică,
- b, nearctică.
- B, montan-asiatică,
- C, indiană și chineză a, indiană,
  - b, chineză.

2, sudică : A, africană,
- B, neotropicală a, central-americană,
  - b, sud-americană.

În faunele continentale domină categoric peștii primar-dulcicoli, alături de care se întîlnesc cei secundar-dulcicoli, derivați și diadromi, însă foarte puțini complementari sau sporadici. Din contră, în faunele periferice lipsesc peștii primar-dulcicoli (exceptînd dipnoii, *Scleropages* și melanoteniidele), în general și cei derivați ; se întîlnesc însă în număr destul de mare pești secundar-dulcicoli (mai ales în Antile, dar și în insula Madagascar și Indonezia estică), mulți pești diadromi și îndeosebi complementari și sporadici. În America Centrală, unde numărul peștilor primar-dulcicoli este mic, domină cei secundar-dulcicoli și se găsesc în număr mare și pești complementari (R. R. M i l l e r, 1966) ; ihtiofauna acestei regiuni are un caracter intermediar între faunele continentale și cele periferice.

Trebuie accentuată marea deosebire dintre peștii dulcicoli derivați („vicarious fresh-water fishes") și cei complementari. Primii s-au răspîndit pe cale continentală : au pătruns din Eurasia în America (*Lota*, *Thymallus*), din Asia estică în Europa (*Cottus*), s-au răspîndit prin captări fluviatile în cea mai mare parte a Americii de Nord (*Labidesthes*) sau în toată Asia estică (*Siniperca*). Speciile acestor genuri se încadrează perfect în aceleași complexe faunistice cu specii ale familiilor primar-dulcicole. Din contră, peștii complementari rămîn localizați în vecinătatea mărilor din care au provenit ; de exemplu genurile ponto-caspice de guvizi, chiar cele complet dulcicole, nu urcă distanțe lungi pe fluvii și în orice caz nu depășesc bazinele mărilor respective. Analizînd originea ihtiofaunei Europei (P. B ă n ă r e s c u, 1960), am inclus genurile derivate (*Thymallus*, *Cottus*, *Lota*, *Pseudoscaphirhynchus*, *Hucho*, *Eudontomyzon* etc.) printre elementele de origine dulcicolă (respectiv continentală), iar pe cei complementari (*Lamperta planeri*, numeroși guvizi, *Blennius fluviatilis*), diadromi și chiar pe cei secundar-dulcicoli (ciprinodontidele) printre elementele de origine marină. Este cît se poate de evident că cel puțin în Europa genurile derivate, *Cottus*, *Lota* etc., au pătruns pe cale continentală, ca și ciprinidele și cele-

lalte familii primar-dulcicole, iar ciprinodontidele secundar-dulcicole au pătruns din Mediterana, la fel ca *Blennius fluviatilis*.

Deci peştii dulcicoli derivaţi sînt mai continentali, mai apropiaţi de cei primar-dulcicoli decît cei secundar-dulcicoli.

Această deosebire esenţială între peştii dulcicoli derivaţi şi cei complementari nu a fost sesizată pînă în prezent nici măcar de M y e r s, care defineşte cele două categorii în modul următor (1938, 1951, 1953) : derivaţi („vicarious''), reprezentanţi dulcicoli probabil nemigratori, aparţinînd unor grupe primar sau parţial marine ; complementari, peşti dulcicoli, adesea sau în mod obişnuit diadromi, aparţinînd unor grupe marine şi care devin dominanţi în cazul rarităţii sau al absenţei familiilor primar-dulcicole, secundar-dulcicole şi poate a peştilor dulcicoli derivaţi.

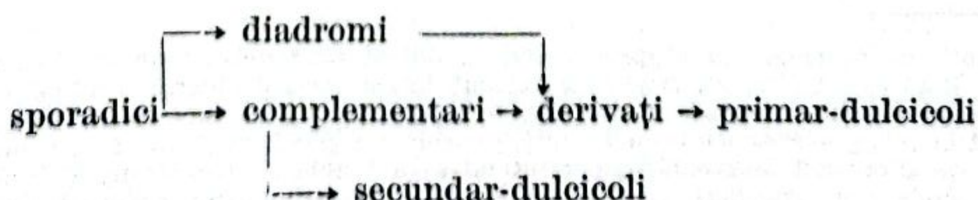
Drept exemple de peşti dulcicoli derivaţi, M y e r s indică atît genuri cu o răspîndire continentală (*Lota*, *Siniperca*), cît şi specii mai recent pătrunse din mări (specii sedentare de *Galaxiidae*, *Ariidae*, *Plotosidae*), care au deci o răspîndire periferică (în sensul nostru). Drept peşti dulcicoli complementari, el citează genuri răspîndite în ţinuturi periferice (în sensul lui N i c h o l s), ca *Agonostomus*, *Joturus*, diverse gobiide şi gobiesocide. Criteriul ar fi deci prezenţa în regiuni continentale dominate de peştii primar-dulcicoli pentru primul grup şi în regiuni periferice pentru al doilea; însă speciile permanent dulcicole de ariide, galaxiide etc., citate de M y e r s drept peşti derivaţi, trăiesc în regiuni periferice.

După părerea noastră, criteriul ar trebui să fie mai ales modul în care s-au răspîndit peştii respectivi. Pe baza acestui criteriu putem considera în Europa drept peşti dulcicoli derivaţi numai genurile *Eudontomyzon*, *Hucho*, *Salmothymus*, *Thymallus*, *Lota*, *Cottus* şi speciile *Acipenser ruthenus* şi *A. nudiventris*. (Unii autori încadrează cu totul greşit aceste două specii permanent dulcicole, dintre care prima trăieşte şi în Siberia, între relictele ponto-caspice). Din contră, speciile permanent dulcicole de *Lampetra*, *Salmo*, *Salvelinus*, *Coregonus*, *Blennius fluviatilis* şi toate globiidele trebuie încadrate între peştii dulcicoli complementari. Mai dificilă este separarea acestor două categorii în Africa; genurile dulcicole de clupeide au evident o vechime mare, dar arealul lor, în genere limitat la vestul continentului (al unor genuri chiar la cîte un singur bazin fluvial), ne-ar face să încadrăm aceste genuri drept dulcicole complementare. În ceea ce priveşte Australia, am putea considera drept genuri dulcicole derivate pe acelea ce trăiesc în mai multe fluvifaunule, iar drept complementare pe cele dintr-o singură fluvifaunulă; dar, după acest criteriu, genul *Gadopsis*, care reprezintă singur o familie exclusiv dulcicolă, ar risca să fie considerat gen complementar, iar între peştii dulcicoli derivaţi am ajunge să înglobăm aproape numai melanoteniidele (pe care avem argumente să le considerăm primar-dulcicole) şi genurile *Fluvialosa* dintre clupeide şi *Craterocephalus* dintre aterinide. După acelaşi criteriu, numai două dintre genurile exclusiv dulcicole de aterinide din insula Madagascar s-ar încadra între peştii dulcicoli derivaţi :

Bedotia şi *Rheocles*, ale căror specii trăiesc în mai multe bazine fluviatile; al treilea gen endemic, *Rheocloides*, s-ar încadra între peştii dulcicoli complementari. În aceeaşi categorie ar intra şi numeroasele genuri de peşti aparent exclusiv dulcicole, endemice în Sulawesi (Celebes) şi Noua Guinee.

Concluzia este că încadrarea concretă a diferitelor genuri în aceste două categorii este adesea foarte nesigură, deşi cele două categorii diferă fundamental între ele, peştii dulcicoli derivaţi avînd o răspîndire continentală, iar cei complementari una periferică. Aceasta cu atît mai mult cu cît peştii complementari recent pătrunşi în apele interioare încep curînd să se răspîndească prin captări fluviatile, deci pe cale continentală, tinzînd în acest fel să devină peşti dulcicoli derivaţi. Este cazul, de exemplu, cu *Lampetra planeri*, specie recent formată în bazinul baltic şi atlantic din imigranţi marini şi care a pătruns pe cale continentală în bazinul Dunării, Niprului şi Volgăi, apoi cazul păstrăvului, ale cărui forme dulcicole (*fario, macrostigma*), considerate subspecii ale formei marine (*S. tr. trutta*), au pătruns prin captări fluviatile în alte bazine hidrografice, ca, de exemplu, cel al Eufratului. Un caz şi mai avansat este cel al genului *Cottus*, exclusiv dulcicol, dar aparţinînd unei familii marine. Din cele circa 36 de specii ale acestuia, aproximativ 17 trăiesc în bazinele hidrografice din vestul Americii de Nord, iar 6 în Asia estică (deci tot în bazinul Pacificului); toate aceste specii au un areal mic, unele sînt răspîndite în cîte un singur rîu ce se varsă direct în mare, cîteva se întîlnesc şi în apa salmastră a estuarelor. Din contră, cele 3 specii din estul Americii de Nord (inclusiv Mississippi) şi 4 din cele 8 specii euro-siberiene au un areal foarte vast. Pare deci foarte verosimil că genul a fost iniţial marin, trăind în nordul Pacificului, de unde speciile sale au pătruns în apele dulci ale Americii de vest şi Asiei estice, dispărînd apoi în apele marine. Speciile din aceste două ţinuturi ar fi deci specii dulcicole complementare. Dar din acestea au derivat speciile care s-au răspîndit pe cale continentală în estul Americii de Nord, Siberia şi Europa; aceste specii sînt incontestabil peşti dulcicoli derivaţi şi în aceeaşi categorie putem încadra şi genul în ansamblu.

Exceptînd poate cele două supraordine şi două ordine de teleosteeni primar-dulcicoli, despre care s-ar putea admite că de la bun început s-au format în apele dulci, ceilalţi peşti dulcicoli provin din strămoşi marini şi credem că evoluţia lor s-a desfăşurat şi se desfăşoară parcurgîndu-se etapele următoare:



NEVERTEBRATE

Problemele teoretice ale zoogeografiei nevertebratelor dulcicole au preocupat mai puțin pe cercetători decît cele ale peștilor. În general însă, aceleași categorii mari pe care M y e r s le-a distins în cadrul peștilor dulcicoli pot fi recunoscute și printre nevertebratele de apă dulce primar-acvatice (deci de origine marină); singură categoria diadromilor nu este reprezentată printre nevertebrate. În cadrul nevertebratelor este însă mai dificil chiar decît la pești de a trasa o limită între formele dulcicole derivate și cele complementare; de aceea vom fi uneori nevoiți să reunim ambele categorii sub numele de animale dulcicole periferice (în sensul lui D a r l i n g t o n).

C r u s t a c e e d e c a p o d e. Cele două familii de raci de apă dulce intră incontestabil în categoria animalelor primar-dulcicole:

Familia *Astacidae*, cuprinzînd subfamiliile *Astacinae* în nordul Asiei estice (*Cambaroides*), Europa și bazinul ponto-caspic (*Astacus*), vestul Americii de Nord (*Pacifastacus*) și *Cambarinae*, cu 6 genuri și foarte multe specii în estul Americii de Nord, inclusiv Mexicul, o specie în Cuba.

Familia *Parastacidae* (incluzînd și austroastacidele), Australia cu Noua Guinee (8 genuri), Noua Zeelandă (*Paranephrops*), insula Madagascar (*Astacoides*), jumătatea sudică a Americii de Sud (*Parastacus*) (fig. 33).

Secundar-dulcicole considerăm alte trei familii:

Potamonidae (crabii de apă dulce), familie răspîndită în părțile tropicale și subtropicale ale ambelor emisfere, dar reprezentată prin subfamilii distincte în cele două Americi și în Lumea veche. Genurile au în general o răspîndire limitată[51]. Faptul că numeroase specii trăiesc și în Antile, unde peștii primar-dulcicoli lipsesc, și că ambele genuri ale subfamiliei *Gecarcinucinae* (= *Paratelphusinae*) sînt răspîndite din India pînă în Noua Guinee, nordul Australiei și arhipelagul Fidgi, precum și posibilitatea unor specii de a suporta un grad oarecare de salinitate ne determină să încadrăm familia în aceeași categorie zoogeografic-ecologică în care intră ciprinodontidele, ciclidele etc. dintre pești.

Familia *Atyidae*, crevete dulcicole răspîndite pe toate continentele și pe numeroase arhipelaguri; cîteva genuri sînt răspîndite în regiuni foarte depărtate, de exemplu *Paratya* în Asia estică, Australia și Noua Zeelandă, iar unele specii se întîlnesc în ape salmastre și chiar marine.

---

[51] O privire de ansamblu asupra acestei familii și numeroase date de răspîndire ne prezintă H. B a l s s (1957); R. B o t t a refăcut într-o serie de lucrări (1955–1968) sistematica acestei familii, ajungînd la concluzii în parte diferite de cele ale lui B a l s s; el a fragmentat marele gen *Potamon* în mai multe. Considerăm clasificația lui B o t t mai bună. Acest autor nu a revizuit însă pînă în prezent întreaga familie; între altele, a rămas nerevizuită subfamilia *Gecarcinucinae*, care, după B a l s s, se întinde din India pînă în Fidgi.

Familia *Palaemonidae*, crevete cu aceeaşi răspîndire, dar cîteva specii şi chiar două genuri sînt marine.

Cele două familii de crevete sînt deci mai eurihaline decît potamonidele.

În cadrul animalelor dulcicole derivate ar intra genul *Aeglea* (dintr-o familie marină), ale cărui 18 specii trăiesc în jumătatea sudică a Americii de Sud, atît pe versantul atlantic, cît şi pe cel pacific (H. B a l s s, 1957).

Reprezentanţii în apele dulci ai unor familii marine, ca *Gecarcinidae*, *Portunidae*, *Grapsidae*, *Peneidae*, *Alphaeidae*, sînt animale sporadic dulcicole (cel mult complementare).

C r u s t a c e e p e r a c a r i d e. Misidaceele sînt reprezentate în apele continentale prin familia *Lepidophthalmidae*, constînd din două specii cavernicole în insula Madagascar, genul *Tenagomysis* cu 8 specii dulcicole şi una salmastricolă în Noua Zeelandă, trei genuri monotipice cavernicole în ţinuturile circummediteraneene şi o serie de specii aparţinînd unor genuri marine, dintre care unele sînt considerate relicte marine în apele dulci (majoritatea speciilor dulcicole şi salmastricole trăiesc în bazinul ponto-caspic). Toate misidaceele din apele dulci, chiar lepidoftalmidele, trebuie considerate animale dulcicole complementare, în parte sporadice.

În aceeaşi categorie intră şi puţine cumacee din apele dulci, precum şi tanaidaceele *Tanais fluviatilis* şi *T. stanfordi*.

Izopodele sînt mult mai bine reprezentate în apele dulci. Familia *Asellidae* din regiunea holarctică şi Asia de est, suprafamilia *Phreatoicoidea* din Australia, America de Sud, Africa de sud şi India, poate şi familia *Microparasellidae*, cu specii hipogee, unele larg răspîndite, sînt grupe primar-dulcicole. Din contră, familiile *Microcerberidae*, *Sphaeromiidae* şi *Cirolanidae* sînt de origine marină; ele au mulţi reprezentanţi în apele dulci hipogee, îndeosebi în domeniile freatic şi hiporeic, pătrunse aici din mări; vechimea în apele dulci a unora dintre ele este considerată oligocenă sau miocenă, dar arealul lor coincide aproximativ cu al vechilor mări; speciile respective s-au răspîndit prea puţin pe cale continentală. Reprezentanţii dulcicoli ai acestor familii, ca şi puţinii reprezentanţi dulcicoli ai altor familii, ca *Iaeridae*, *Idotheidae*, *Coraltanidae*, *Bopyridae* ş.a., pot fi consideraţi animale dulcicole complementare.

Amfipodele sînt bine reprezentate în apele dulci, îndeosebi în cele subterane; se consideră însă că genurile din apele dulci ar fi pătruns aici în mod independent din mări (M. S t r a s k r a b a, *in litt.*). În orice caz, pătrunderea lor în apele dulci a avut loc în diferite perioade geologice. Cele mai vechi genuri au speciat puternic în mediul dulcicol, răspîndindu-se mai departe pe cale continentală; aşa este întreaga familie *Hyalellidae* cu areal gondwanian, prezentă în America de Sud (genul *Hyalella*, din care specia *H. azteca* a pătruns în America de Nord şi Antile), Africa de sud (*Afrochiltonia*), Australia (*Austrochiltonia*) şi

Noua Zeelandă (*Chiltonia*), precum şi genurile cu răspîndire holarctică *Rivulogammarus*, *Synurella* şi *Crangonyx*. Aceste genuri, precum şi unele din cele endemice în lacul Baikal şi poate şi *Niphargus*, larg răspîndit în apele subterane ale Europei, se pot încadra între animalele primar-dulcicole sau cel puţin între cele derivate; din contră, numeroase alte genuri, chiar exclusiv dulcicole, dar a căror răspîndire indică o pătrundere recentă din mări (de exemplu 16 genuri ponto-caspice), fac parte dintre animalele dulcicole complementare.

Toate grupele de peracaride conţin un mare număr de genuri şi specii dulcicole hipogee (îndeosebi freatice şi hiporeice) de origine marină, unele din ele probabil recente. Pătrunderea lor în apele subterane a fost uşurată de faptul că şi în mări reprezentanţi numeroşi ai acestor grupe de crustacee se înfundă în nisip, adesea în nisipul plajelor. Aceasta le-a permis să treacă uşor din mediul interstiţial marin direct în cel dulcicol. Această posibilitate o au multe grupe, dar nici unele nu au folosit-o aşa de puternic ca izopodele şi îndeosebi amfipodele.

Micul grup al termosbenaceelor conţine un număr redus de specii în apele dulci hipogee circummediteraneene. Această răspîndire indică o origine marină (grupul ar fi dulcicol derivat sau complementar).

Sincaridele. Formele actuale (3 ordine, 6 familii), a căror răspîndire a fost tratată în cursul expunerii (capitolele I şi al V-lea, fig. 34), sînt animale primar-dulcicole.

Entomostraceele. Filopodele (notostracele, conchostracele, cladocerele) şi anostracele sînt animale primar-dulcicole; puţine cladocere marine provin din forme dulcicole.

Dintre ostracode, familiile *Cyprididae* şi *Darwinulidae* par primar-dulcicole; puţinii reprezentanţi dulcicoli ai celorlalte familii sînt, din contră, animale dulcicole complementare sau sporadice.

Dintre copepodele calanoide, numai despre familiile *Diaptomidae* şi *Boeckellidae* putem afirma că sînt primar-dulcicole; pseudodiaptomidele cu puţini reprezentanţi marini şi mulţi în apele dulci ar fi o familie secundar-dulcicolă, iar speciile dulcicole de calanide şi temoride sînt complementare. Nu ne putem pronunţa asupra celorlalte ordine de copepode — ciclopoidele şi harpacticoidele; majoritatea speciilor dulcicole aparţin unor genuri care trăiesc şi în mări (par deci forme dulcicole complementare, eventual derivate).

Lamelibranhiatele. Unionaceele (familiile *Mutelidae*, *Unionidae*, *Margaritiferidae*, respectiv *Elliptionidae* şi *Etheriidae*, asupra validităţii cărora F. Hass (1955) şi H. Modell (1964) nu sînt de acord) şi sferiaceele sînt grupe primar-dulcicole; dreisenidele, mai eurihaline, pot fi considerate secundar-dulcicole; genul *Rangia* (dintre *Mactridae*), răspîndit în bazinul golfului Mexic, ar fi dulcicol derivat, pe cînd reprezentanţii dulcicoli ai altor familii (inclusiv cardiidele, bine

reprezentate în bazinul ponto-caspic) sînt animale dulcicole complementare.

Prosobranhiatele. Primar-dulcicole ar putea fi considerate circa 10 familii, dintre care principalele sînt valvatidele, cu răspîndire holarctică, dar pătrunzînd puţin şi în Africa, viviparidele, răspîndite în toate continentele afară de America de Sud, pleuroceridele, răspîndite în cele două Americi, Asia estică şi sudică, precum şi în Africa, melanopsidele, al căror areal este limitat la Europa şi Asia vestică, şi poate ampulariidele, răspîndite în părţile tropicale şi subtropicale ale celor două Americi, în Africa, Asia sudică, dar lipsind în Australia.

Familiile foarte importante, *Thiaridae* şi *Hydrobiidae*, sînt secundar-dulcicole; înrudirea puternică dintre thiaridele Australiei şi cele ale Indoneziei (D. F. Mc Michael şi T. Iredale, 1959) nu se explică decît admiţînd o răspîndire relativ recentă prin mare; cît despre hidrobiide, ele conţin şi cîţiva reprezentanţi salmastricoli şi marini.

Dificilă este problema familiei *Micromelaniidae*, cu maximul de răspîndire în bazinul ponto-caspic, dar cu cîţiva reprezentanţi în sudul şi vestul Peninsulei Balcanice. Familia ar putea fi considerată pontocaspică, deci ar intra între animalele dulcicole complementare sau cel mult derivate; este posibil însă şi ca ea să fie un vechi grup dulcicol, pătruns ulterior în bazinul ponto-caspic, o dată cu îndulcirea acestuia.

Genul exclusiv dulcicol *Theodoxus*, cu răspîndire europeană şi circummediteraneană, ce aparţine familiei marine *Neritidae*, este categoric un gen dulcicol derivat („vicarious"), ca *Lota*, *Cottus* etc. dintre peşti. În aceeaşi categorie intră probabil şi alte genuri dintre neritide sau alte familii. Specii dulcicole complementare şi sporadice se întîlnesc printre numeroase familii de prosobranhiate: *Neritidae* (*Smaragda*), *Rissoidae* (*Lanzania*), *Nassariidae* etc.

Alte nevertebrate. O serie de familii de oligochete (*Lumbriculidae*, *Branchiobdelidae*, *Acanthodrilidae*, *Phraeoryctidae*, *Aeluroididae*, *Sparganophilidae*, *Criodrilidae*) sînt primar-dulcicole. Familiile ce conţin şi reprezentanţi marini (*Naididae*, *Tubificidae*, *Phaerodrilidae*) ar putea fi încadrate între animalele secundar-dulcicole.

Puţinele polichete şi arhianelide din apele dulci sînt în genere animale dulcicole complementare sau derivate (de exemplu genul *Stratiodrilus* dintre histricobdelide, parazit pe parastacidele din America de Sud, Australia şi insula Madagascar, apoi *Trogochaetus* şi *Marifugia*); unele specii eurihaline intră în categoria animalelor sporadic dulcicole.

Hirudineele în ansamblu sînt animale de origine dulcicolă, majoritatea familiilor par primar-dulcicole; familiile ce conţin şi reprezentanţi marini (*Piscicolidae*, în mai mică măsură *Glossiphonidae*) aparţin din punct de vedere zoogeografic animalelor secundar-dulcicole. Unele dintre genurile aparent primar-dulcicole au însă o răspîndire atît de vastă (de exemplu: *Hirudo* — Europa, Asia, Africa, Noua Guinee, Australia;

Limnatis — Europa de sud, Africa, Asia, Porto-Rico), încît este greu să admitem că ele n-au avut posibilitatea de a depăşi bariere marine.

Rotiferele, deşi conţin şi genuri marine, ar fi de asemenea un grup de origine dulcicolă, care însă nu prezintă interes zoogeografic din cauza posibilităţilor de răspîndire pasivă şi a cosmopolitismului majorităţii speciilor.

Majoritatea familiilor de turbelariate triclade, precum şi temnocefalidele par primar-dulcicole; din contră, rabdocelele de apă dulce par mai degrabă animale dulcicole derivate sau complementare.

Familia *Hydridae* este singurul grup primar-dulcicol de celenterate; meduzele de apă dulce sînt animale dulcicole derivate şi îndeosebi complementare.

Dintre spongieri, familia *Spongillidae* este primar-dulcicolă; poziţia familiei *Lubomirskiidae* din Baikal este nesigură, iar puţinii spongieri de apă dulce din alte familii sînt specii dulcicole complementare sau sporadice.

PROBLEMA RELICTELOR MARINE ÎN APELE DULCI

Principala modalitate în care animalele marine colonizează apele dulci este prin pătrunderea în lacurile litorale şi la gurile fluviilor (în delte şi estuare) şi prin urcarea ulterioară în susul fluviilor şi al rîurilor. Existenţa unei zone salmastre atît în lacurile litorale, cît mai ales în estuare uşurează adaptarea la apa dulce. Pentru animalele hipogee, mai ales freatice şi hiporeice, există şi posibilitatea pătrunderii din interstiţialul marin al plajelor în mediile subterane dulcicole. Această cale de răspîndire a fost mult folosită şi ea ne explică de ce numărul elementelor dulcicole de origine marină (îndeosebi dintre genurile dulcicole derivate şi complementare) este mai mare între animalele hipogee decît între cele epigee. Amintim numărul foarte mare al peracaridelor hipogee (amfipode, izopode); chiar între peşti, unele dintre cele mai tipice genuri cavernicole de apă dulce aparţin familiei marine a brotulidelor.

Mai există însă şi o altă posibilitate de colonizare a apelor dulci cu animale marine. Unele regiuni continentale actuale au fost în trecut acoperite de mări epicontinentale, după retragerea cărora s-a format o reţea fluviatilă şi lacustră; în unele cazuri, retragerea treptată a mării a fost însoţită de îndulcirea resturilor acesteia, astfel încît vechii mări sărate şi apoi salmastre i-au urmat lacuri de apă dulce, dintre care unele au persistat mult timp sau persistă şi azi. Îndulcirea treptată a mării a permis cîtorva specii, dotate cu un oarecare grad de eurihalinitate, să se adapteze la apa dulce. Prezenţa în apele dulci, adesea destul de adînc în interiorul continentelor, a unor animale de origine marină destul de recentă este explicată de diverşi autori nu prin urcarea acestor animale în susul rîurilor, ci prin rămînerea lor pe loc, din vechea mare. Asemenea specii, supravieţuitoare în apele dulci dintr-o fostă mare, se

numesc *specii relicte* sau *relicte marine*, iar lacurile în care ele trăiesc şi care sînt resturi ale fostei mări *lacuri relicte*.

Problema relictelor marine în apele dulci a fost una dintre cele mai discutate în zoogeografie. Suedezul S v. L o v é n a fost primul autor care a constatat, în 1861, că în lacurile dulci Vänern şi Vättern trăiesc crustacee originare din mările cu climat arctic, care au acoperit pe vremuri sudul Peninsulei Scandinave. În jurul anului 1880 se considera că fiecare lac care adăposteşte o faună planctonică este un lac relict. A urmat o reacţie (R. C r e d n e r, 1887). Ulterior, problemele relictelor marine în apele dulci au fost lămurite în primul rînd de către S v. E k m a n (1907, 1913–1920, 1915, 1927).

Termenul de relict are o sferă largă în zoogeografie; toate grupele animale al căror areal actual sau trecut prezintă o discontinuitate care nu poate fi explicată prin posibilităţile de răspîndire în actualele condiţii geografice sînt relicte. Conform definiţiei lui E k m a n (1915), „o specie este relictă într-o regiune dacă prezenţa ei nu se explică decît admiţînd că ea sau strămoşii ei au rămas în regiunea respectivă dintr-o perioadă în care condiţiile de existenţă erau diferite de cele actuale". În acest sens sînt, de exemplu, relicte glaciale în munţii Europei speciile boreo-alpine lipsite de posibilitatea de zbor, sînt relicte în insule speciile rămase acolo din perioada în care insula era legată de continent etc. În ceea ce priveşte relictele marine în apele dulci, se cer mai multe condiţii pentru ca o specie să fie încadrată în această categorie:

1. Să aparţină unui grup de origine marină şi despre care să se poată afirma că a trăit în marea respectivă; relictele marine intră în genere în categoria animalelor dulcicole complementare. Mulţi autori nu au înţeles aceasta şi au considerat relicte ponto-caspice peşti din familiile primar-dulcicole ciprinide şi cobitide, moluşte din familiile primar-dulcicole unionide şi viviparide, din cea secundar-dulcicolă melanopsidele sau din genul dulcicol derivat *Theodoxus*, care are o mare vechime în apele dulci ale Europei şi este larg răspîndit în acest continent.

2. Răspîndirea generală actuală şi trecută a speciei şi a rudelor sale apropiate să indice legătura cu marea din care specia ar fi rămas ca relictă. De exemplu relictele ponto-caspice sînt răspîndite în bazinele mărilor Caspică şi Neagră (sau numai în cel al primei mări), eventual şi în apele care au avut legături cu aceste bazine: Marea Aral, fluviul Mariţa etc. Relictele glaciale marine din lacurile nord-europene sînt răspîndite în lacurile reci respective (unele şi în cele siberiene şi chiar nord-americane) şi au rude în Oceanul Arctic, dar nu se întîlnesc, de exemplu, în lacurile din Alpi.

3. Lacul sau apa dulce în care specia este relict să fie un rest al mării respective, să fi existat o continuitate neîntreruptă a mediului acvatic, începînd cu momentul retragerii mării.

Într-un lac format ulterior, pe amplasamentul vechii mări, dar după ce între timp regiunea a fost uscată, specia nu poate fi relict.

4. În interiorul continentului, arealul speciei considerate relict să nu depășească limitele vechii mări, respectiv limitele ultimei transgresiuni sau ale celei mai importante.

5. Specia să fie lipsită de posibilități de răspîndire activă sau pasivă care să-i fi permis să urce pe fluvii în actualul areal. Peștii migratori, de exemplu la noi sturionii și scrumbia de Dunăre, *apriori* nu pot fi considerați relicte marine în apele dulci; aceleași specii pot fi însă considerate relicte ponto-caspice în Marea Neagră. De asemenea, este greu a considera relicte marine speciile dotate cu posibilități de înot în susul rîurilor, ca unii pești nemigratori (la noi guvizii, în primul rînd *Proterorhinus marmoratus*, care ajunge pînă în Austria), amfipodele, izopodul *Iaera sarsi* etc.

Din cele spuse reiese că o specie poate fi într-o parte a arealului său dulcicol relict, iar în alta nu. De aceea *E k m a n* a mai propus un termen suplimentar, *pseudorelict*. O specie este pseudorelict într-o localitate în care ea nu a rămas din vechea mare, ci a pătruns ulterior dintr-o localitate în care ea este relict; de exemplu, dintr-un lac relict o specie relictă pătrunde într-un lac neoformat.

Pentru speciile urcate în susul fluviului, E k m a n propune termenul *autoimigrant*.

Principalele regiuni în care avem motive puternice să admitem existența unei bogate faune relicte în apele dulci sînt nordul Europei și bazinul ponto-caspic.

În lacurile din sudul Balticii, precum și în unele ape dulci din nordul Siberiei și parțial din nordul Americii trăiesc o serie de animale dulcicole de origine marină, înrudite cu specii din Oceanul Arctic: peștele *Myoxocephalus quadricornis*, mizidul *Mysis relicta*, amfipodele *Pallasea quadrispinosa*, *Pontoporeia affinis*, *Gammaracanthus loricatus*, izopodul *Mesidothea entomon*, copepodul *Limnocalanus macrurus*; unele dintre acestea (sau specii îndeaproape înrudite) trăiesc și în Marea Caspică. Arealul acestor specii a fost amănunțit studiat, îndeosebi în Europa, și pus în legătură cu evoluția postglacială a Mării Baltice. Această mare s-a format o dată cu începutul topirii calotei glaciale. Din topirea acesteia s-a format un lac glacial dulce, a cărui faună consta din specii dulcicole psihro-stenoterme și parțial euriterme. Ulterior a pătruns apa sărată din Marea Nordului, iar lacul s-a transformat în marea cu *Yoldia*, slab salmastră. A urmat un nou stadiu dulcicol, lacul cu *Ancylus*, apoi un stadiu marin, marea cu *Littorina*, care avea o salinitate și temperatură mai ridicate decît cele actuale; ulterior, Marea Baltică a căpătat caracterele actuale.

Explicația clasică a răspîndirii acestor animale, așa cum a fost formulată de E k m a n, admite că ele au pătruns în marea cu *Yoldia* dinspre Marea Albă, printr-o trecătoare marină al cărei amplasament n-a putut fi stabilit pe cale geologică. Speciile respective ar supraviețui în Baltica din perioada mării cu *Yoldia*, iar pătrunderea lor ulterioară în lacurile circumbaltice ar fi fost posibilă numai în măsura în care

aceste lacuri au făcut parte din mare, respectiv au fost acoperite de una din transgresiunile care au avut loc în perioada mării cu *Yoldia* sau ulterior. Prezența unora din aceste specii în apele dulci din nordul Siberiei, Angliei, eventual Americii este explicată prin faptul că și în aceste regiuni speciile respective ar fi relicte, rămase din Oceanul Arctic sau din mări care au fost în nemijlocită legătură cu acestea. Mai dificilă este explicarea prezenței unora din aceste relicte arctice în Marea Caspică; se admite că ele au ajuns în această mare pe cale pasivă, din lacurile formate în nord-estul Europei prin topirea ghețarilor și care s-ar fi scurs în Volga.

Contra acestei teorii s-au adus recent de către S. G. Segerstrale (1954, 1957, 1962) o serie de obiecții, la care s-a atașat și Ch. Holmquist (în J. Illies, 1967):

1. Speciile respective nu sînt marine, ci salmastricole și dulcicole; *Mysis relicta* nu este înrudită cu *M. oculata* așa cum se considera anterior.

2. Speciile nordice care se întîlnesc în Caspica lipsesc în Volga, deși, conform teoriei lui Ekman, ele ar fi ajuns în Caspica prin acest fluviu.

3. Conform teoriei lui Ekman, populațiile din Anglia și America ale speciilor respective ar fi provenit direct din strămoșul arctic marin, independent de populațiile baltice; însă există o cvasiidentitate între toate aceste populații considerate relicte și, din contră, deosebiri între ele și presupusul strămoș marin arctic.

4. Legătura postglacială dintre Marea Albă și Marea cu *Yoldia* nu este confirmată geologic.

Segerstrale este și el de părere că speciile respective sînt descendente ale faunei marine arctice, dar ele ar avea o vechime mai mare, provenind din specii care deja în glacial erau adaptate la apa salmastră și trăiau în zonele marginale ale Oceanului Arctic, aproape de gura afluenților. Avansarea calotei glaciare a împins zona salmastră și fauna respectivă spre sud (mai ales în Siberia); prin topirea calotei, zona respectivă a devenit din salmastră aproape complet dulce. Tot în urma topirii calotei s-au format lacuri foarte întinse, în care fauna respectivă s-a răspîndit în voie. Principalele lacuri de topire s-au format în partea centrală a Siberiei, în zona lacului Onega, în sudul actualei Mări Baltice și în zona marilor lacuri nord-americane. Principalul centru de răspîndire a acestei faune a fost lacul nord-siberian. Una din speciile respective, *Pallasea quadrispinosa*, aparține unui gen din Baikal; Segerstrale presupune că strămoșul lui *P. quadrispinosa* ar fi pătruns din Baikal în lacul nord-siberian, iar de aici prin Ladoga și Onega, pe de o parte, în lacul baltic (legătura nu s-a făcut prin Marea Albă), pe de alta în Caspica. Dispoziția lacurilor respective și căile de migrațiune ale faunei sînt indicate în harta alăturată (fig. 38).

Admițînd teoria lui Segestrale, care ni se pare verosimilă, nu înseamnă că în lacurile din jurul Mării Baltice speciile respective nu sînt relicte; ele au rămas în aceste lacuri din Marea Baltică, în stadiul în care aceasta era un imens lac dulce, rezultat din topirea calotei. Însă

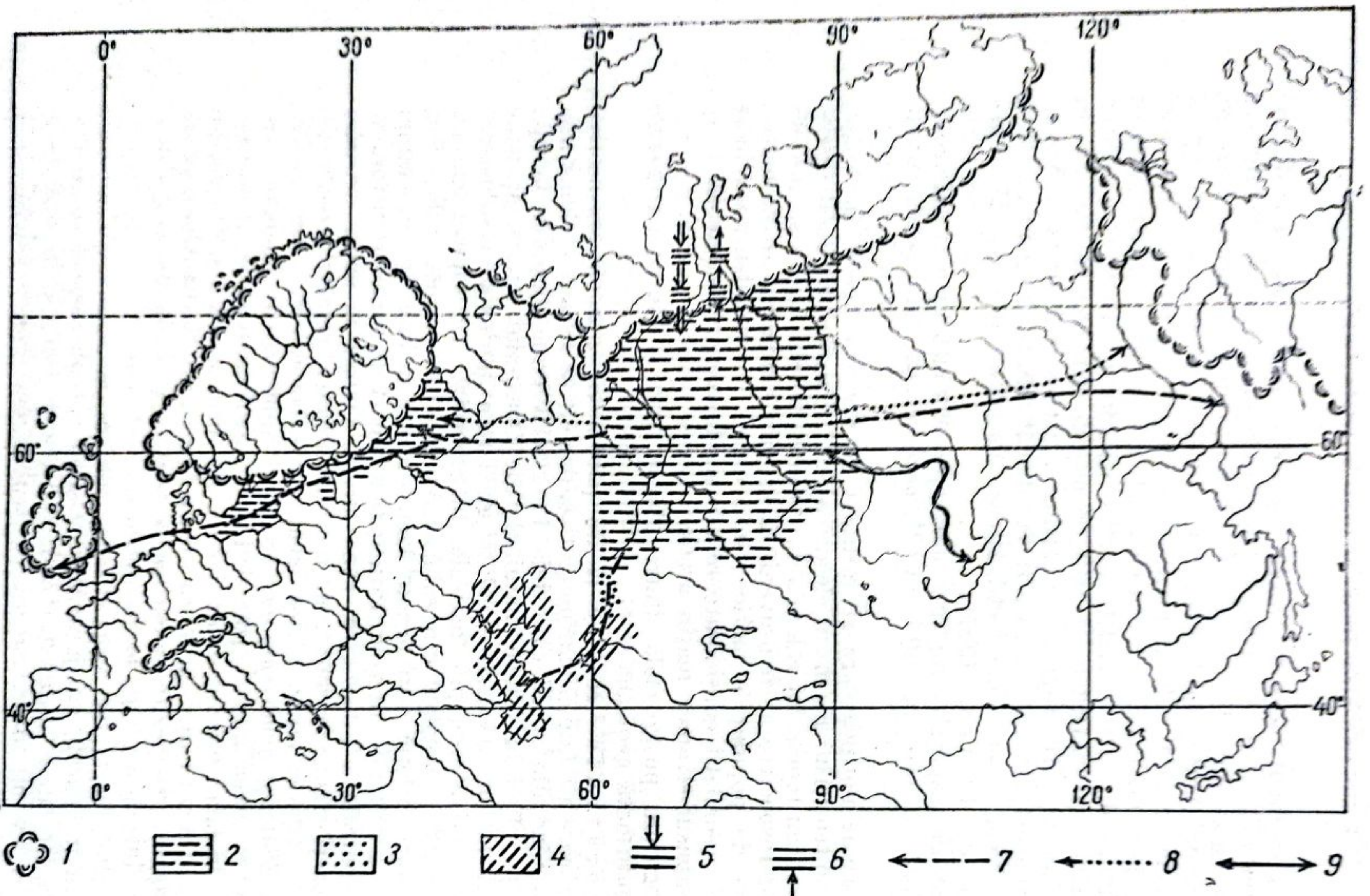


Fig. 38. — Căile de pătrundere a speciilor relicte arctice de origine marină în apele dulci eurasiatice, conform teoriei lui Segerstrale. *1*, calotă glacială; *2*, lacuri dulci rezultate din topirea calotei; *3*, legătura dintre lacul arctic siberian și bazinul aralo-caspic; *4*, bazinul aralo-caspic (fază transgresivă); *5* și *6*, pătrunderea speciilor din mare în lacul dulce siberian și invers; *7*, migrațiunea speciilor de origine marino-arctică din lacul glacial siberian spre vest, sud și est; *8*, migrațiunea speciilor de origine baikaliană din lacul siberian spre vest și est; *9*, schimb faunistic între lacul siberian și Baikal (din G. de Lattin, 1967).

originea şi vechimea speciilor respective în actualul bazin baltic sînt diferite: unele din ele ar proveni din lacul glacial Onega, altele (în primul rînd *Pallasea*) din lacul nord-siberian.

Cea mai bogată faună de origine marină din apele dulci şi salmastre este cea ponto-caspică (sau ponto-caspo-aralică). Ea este mult mai bogată decît precedenta. Grupul cel mai bine reprezentat sînt peracaridele: amfipode: (circa 13 genuri endemice, apoi cîteva specii de *Corophium*), izopodul *Iaera sarsi*, mizidacee (două genuri monotipice sînt endemice, alte două au majoritatea speciilor în acest bazin şi mai există specii aparţinînd unui alt gen), cumacee (familia *Pseudocumidae* are maximul de răspîndire în bazinul ponto-caspic). Există cîteva specii endemice de copepode din genurile *Heterocope* şi *Eurytemora*, cladocere din genurile *Evadne* şi *Corniger*. Moluştele sînt reprezentate printr-un grup aparte de cardiide (genurile *Adacna*, *Monodacna*, *Didacna*, numite şi adacnide sau limnocardiacee), specia *Dreissena polymorpha* şi majoritatea speciilor familiei *Micromelaniidae*. Peştii sînt reprezentaţi în primul rînd prin gobiidae (endemice sînt 6 genuri, dintre care 5 formează o serie filetică, şi 5 subgenuri), apoi prin clupeide (un gen şi un subgen), 3 specii anadrome de sturioni şi poate *Syngtathus nigrolineatus*. Restul grupelor reprezentate în această faună sînt: celenteratele (*Cordylophora caspia*, *Moerisia maeotica* ş. a.), polichetele, briozoarul *Victorella palida*, halacaridul *Caspicalaharus hyrcanus*. Elemente ponto-caspice există probabil şi în cadrul altor grupe insuficient studiate, ca, de exemplu, ostracodele, turbelariatele ş. a.

Această faună este răspîndită în primul rînd în bazinele mărilor Caspică şi Neagră, un număr foarte redus de specii trăind şi în bazinul aralic. Numărul maxim de specii se întîlneşte în Marea Caspică, care este în întregime salmastră; multe specii trăiesc însă şi în afluenţii acestei mări, în primul rînd în Volga, şi în zona lor inundabilă. În bazinul pontic, fauna de tip caspic populează în primul rînd Marea de Azov, apoi lacurile litorale şi limanurile atît salmastre, cît şi complet dulci; se întîlnesc specii din grupul respectiv şi în fluvii şi zona lor inundabilă, numărul speciilor scăzînd aici din aval spre amonte; în Marea Neagră propriu-zisă, care este destul de sărată, se întîlnesc prea puţine specii de tip caspic. În fine, un mic număr din aceste specii trăiesc în bazinul Mării Egee (nord-estul Anatoliei şi fluviul Mariţa), cîteva chiar în Grecia şi vestul Peninsulei Balcanice. În ultimul secol, prin crearea unor canale între diverse fluvii europene, un mic număr de specii ponto-caspice au pătruns spre vestul Europei, în primul rînd *Dreissena polymorpha* şi *Cordylophora caspia*, apoi, în Vistula, *Chetogammarus tenellus*. O problemă deosebită o constituie prezenţa unor specii înrudite, dar nu identice cu cele ponto-caspice, spre sud şi sud-vest de bazinul Mării Negre (mizidul *Paramysis kosswigi* în centrul Asiei Mici, amfipodul *Pontogammarus boeoticus* în Grecia etc.).

Răspîndirea faunei de tip ponto-caspic a fost pusă în legătură cu Marea Sarmatică, care s-a separat de Tethys spre sfîrşitul miocenului

şi se întindea din bazinul Vienei pînă la Marea Aral; cele trei mări actuale (Neagră, Caspică, Aral) sînt resturile acestei mări, care deja în sarmaţian avea un caracter salmastru mezohalin, pentru ca în etajele următoare fragmentele ei să se îndulcească puternic.

Iniţial s-a considerat că speciile actuale salmastricole şi dulcicole cu răspîndire ponto-caspică amintite mai sus ar proveni din Marea Sarmatică şi ar fi rămas în apele dulci după retragerea acesteia; de aici, numele de *relicte sarmatice*, care s-a dat acestor specii şi continuă să fie folosit şi azi de unii autori. S-a obiectat însă că Marea Sarmatică avea o salinitate destul de ridicată, aproximativ egală celei actuale a Mării Negre şi net superioară celei a Caspicii; mai mult, moluştele cu răspîndire actuală ponto-caspică (*Adacna*, *Monodacna* etc.) nu erau încă răspîndite în Marea Sarmatică. Din contră, în pliocen, şi îndeosebi în al doilea etaj al acestuia, ponţianul, marea avea o salinitate redusă şi apele ei adăposteau o faună de moluşte constînd din specii identice sau îndeaproape înrudite cu speciile actuale ponto-caspice. De aceea, majoritatea autorilor sînt de acord în a admite vechimea ponţiană aproximativ a majorităţii faunei cu răspîndire ponto-caspică (nu numai a moluştelor !). Speciile respective ar fi evoluat mai puţin din ponţian pînă în zilele noastre; cel mult, în această perioadă ar fi apărut deosebirile subspecifice constatate actualmente între exemplarele din Caspica şi cele din bazinul Mării Negre. În apele dulci, speciile de tip ponto-caspic dotate cu posibilităţi de răspîndire (majoritatea amfipodelor, peştilor etc. şi cu atît mai mult *Dreissena* şi *Cordylophora*) ar putea tot aşa de bine să fie relicte de vîrstă ponţiană şi autoimigranţi. În schimb, cele lipsite de posibilitatea de a se deplasa în contra curentului, în primul rînd mizidele şi cumaceele, poate şi adacnidele, sînt considerate de mulţi autori relicte ponţiene în actualul lor areal din apele dulci. A. N. Derjavin (1925) şi M. Băcescu (1940, 1954) au susţinut în mod categoric caracterul relict al acestor specii în bazinul Volgăi, al Dunării etc. Ei constată că răspîndirea speciilor respective în lungul fluviilor coincide în genere cu limitele atinse de Marea Ponţiană [52]. Aceasta este, evident, un argument în favoarea originii relicte a speciilor respective. M. Băcescu (1940) mai face o remarcă valoroasă: în Nistrul Mort (meandră cu apă aproape stătătoare), mizidele *Limnomysis benedeni* şi *Paramysis lacustris kowalewskii* urcă mai sus decît pe Nistru. M. Băcescu interpretează aceasta afirmînd că în meandră speciile îşi menţin vechea limită, pe cînd în fluviu ele sînt împinse de curent în jos. Dacă nu rezistă curentului, cu atît mai puţin nu au putut să urce în contra lui, iar speciile respective nu pot fi autoimigrante, ci relicte.

Recent, F. D. Morduckhai-Boltovkoi (1960, 1964) aduce însă un punct de vedere cu totul nou în privinţa originii în bazinul

[52] Autorii menţionaţi se referă însă numai la fluvii, nu şi la afluenţii acestora. De pildă, o serie de mizide sînt răspîndite în lungul Dunării pînă la o distanţă mare de gurile fluviului, atingînd limitele Mării Ponţiene (eventual chiar ale celei Sarmatice (*Limnomysis benedeni*), dar nu urcă pe afluenţi, deşi aceştia curg pe porţiuni întinse de pe teritorii ce au fost acoperite de Marea Ponţiană.

pontic a speciilor de tip caspic. El admite că aceste specii au o vechime ponțiană, ceea ce paleontologia confirmă pentru moluște. Dar tot paleontologia arată că în levantin (ultimul etaj al pliocenului) legătura dintre Marea Caspică și Marea Neagră s-a întrerupt, iar fauna de moluște a acestei mări s-a modificat puternic (adacnidele caspice de vîrstă ponțiană au dispărut), fiind înlocuită cu o altă faună (fauna chimeriană), care a dispărut în pleistocen, o dată cu pătrunderea apelor sărate ale Mediteranei, fără să lase urme în fauna actuală. Morduckhai-Boltovkoi crede că fauna ponțiană din Marea Neagră a dispărut sau s-a modificat puternic în dacian și mai ales în levantin, dar a persistat aproape neschimbată în Marea Caspică. În Marea Neagră această faună a pătruns din nou abia în perioada neoeuxinică (corespunzătoare glaciației würmiene), deci ulterior primei pătrunderi a faunei mediteraneene. În bazinul Mării Negre, respectiv în Marea de Azov și în limanuri, fauna caspică nu este deci o faună relictă ponțiană, ci una neoeuxinică. În fluvii, această faună se consideră în primul rînd imigrată recent și ar putea fi considerată relictă cel mult în aval de limita atinsă de transgresiunea neoeuxinică (de exemplu în Dunăre această transgresiune a ajuns pînă la Balta Sărată de lîngă Brăila). Morduckhai-Boltovkoi este de părere că speciile respective au posibilități de răspîndire în sensul fluviilor mai mari decît cele cunoscute, iar unele din ele au ajuns abia recent la limita lor de amonte, de exemplu agățate de tufele de alge de pe carcasele corăbiilor (așa ar fi ajuns *Limnomysis benedeni* în Dunăre pînă în Slovacia).

Evident, concepția lui Morduckhai-Boltovkoi, care ni se pare justificată, nu neagă posibilitatea ca în anumite fluvii din bazinul caspic (de exemplu în Volga) unele specii cu posibilități reduse de deplasare să fie, în actualul lor areal, relicte ponțiene; în bazinul pontic, ele sînt însă relicte neoeuxinice sau autoimigranți.

Această concepție aruncă o lumină nouă și în problema speciilor înrudite cu cele caspice (și aparținînd unor grupe de origine marină), endemice în bazinul pontic, îndeosebi în vestul acestui bazin sau în regiuni învecinate din Asia Mică, Grecia etc. Fiind vorba de specii net distincte de cele caspice, nu putem crede că ele s-ar fi format în postwürmian. Așa sînt: *Stenogammarus compressosimilis*, *Niphargoides spinicaudatus*, *N. motasi*, *N. intermedius*, aparent endemice în bazinul Dunării inferioare, *Dikerogammarus villosus* și *Corophium curvispinum*, endemice în bazinul pontic și îndeosebi *Pontogammarus boeoticus* din Grecia și mizidul *Paramysis kosswigi* din cursul superior al fluviului Menderes (centrul Asiei Mici). Este posibil ca unele dintre aceste specii, de exemplu dintre primele 4, să trăiască și în bazinul caspic, unde nu au fost încă găsite, dar nu toate și în orice caz nu ultimele două. Considerăm probabil că aceste specii, respectiv strămoșii lor, supraviețuiesc în bazinul pontic încă din ponțian, iar unele dintre ele, *Paramysis kosswigi*, *Pontogammarus boeoticus* etc., s-au răspîndit pînă în actualul lor areal (prima specie grație vreunei transgresiuni marine, a doua prin captări de rîuri), pornind din bazinul pontic. Speciile respective (de exemplu cele 4 amfipode citate primele, dacă sînt cu adevărat endemice în bazinul Dunării, și ce-

lelalte două, endemic pontice) ar putea fi într-adevăr relicte ponţiene în actualul lor areal, pe cînd *Paramysis kosswigi* şi *Pontogammarus boeoticus* ar fi prima relictă marină dintr-o perioadă care urmează să fie stabilită (mai nouă decît ponţianul, dar mai veche decît würmianul), iar a doua pseudorelictă.

Problema faunei ponto-caspice este complicată prin faptul că îndulcirea puternică a bazinului respectiv a permis unor animale primar-dulcicole (sau din genuri dulcicole derivate, ca, de exemplu, *Theodoxus*) să trăiască în apa slab salmastră alături de specii de origine marină ponto-caspică. Unele din aceste specii de origine dulcicolă au ajuns să aibă o răspîndire mai mult sau mai puţin identică cu aceea a speciilor ponto-caspice. De aceea unii autori înglobează speciile primar-dulcicole între relictele pontice.

Este incontestabil faptul că încă din ponţian trăiau, alături de formele ponto-caspice (adacnide, micromelaniide etc.), şi moluşte aparţinînd genurilor primar-dulcicole *Unio*, *Anodonta*, *Viviparus*, apoi melanopside (familie în fond secundar dulcicolă), *Theodoxus* etc. Începînd cu ponţianul, aceste moluşte dulcicole s-au putut răspîndi împreună cu cele de origine marină caspică, însă ele au avut, în mai mare măsură decît ultimele, şi posibilitatea să se răspîndească în continuare şi prin reţeaua fluviatilă.

Aceste specii le putem considera drept încadrate în fauna salmastricolă ponto-caspică. Dar încadrarea a avut loc treptat din ponţian pînă în zilele noastre, multe din speciile respective s-au încadrat abia recent. Numai despre acele specii dulcicole, care au o răspîndire exclusiv ponto-caspică, suportînd bine apa slab salmastră, se poate admite că au urmat încă din ponţian sau cel mai tîrziu din würmian soarta faunei salmastricole ponto-caspice (dintre peşti *Chalcalburnus chalcoides*, *Rutilus frisii*, *R. rutilus heckeli*, *R. r. caspius*[53] şi *Stizostedion* (=*Lucioperca*) *marinum*, iar dintre moluşte numai *Theodoxus pallasi*, specie răspîndită în mările Azov, Caspică şi Aral şi în cursul inferior al afluenţilor acestora, şi *Th. schultzi*, endemică în Caspica).

Alte specii dulcicole s-au încadrat în fauna salmastricolă a Mării Negre şi s-au putut răspîndi prin această mare atît timp cît ea era salmastră, ulterior separării de Caspica, din care motiv lipsesc în bazinul ultimei mări. Aşa sînt dintre peşti genul salmastricol monotipic *Percarina*, specia *Leuciscus borysthenicus* şi unele subspecii de *Vimba vimba*.

Este o mare exagerare a îngloba în fauna de tip caspic specii primar-dulcicole, eventual chiar reofile sau potamofile, pe unicul motiv că arealul lor corespunde cu cel al bazinelor afluenţilor Mării Negre şi Mării Caspice. Astfel s-au considerat de către diverşi autori drept ponto-caspice cele două specii ale genului de melanopsid *Fagotia*, răspîndite în afluenţii Mării Negre (dar nu şi în cei ai Mării Caspice), *Theodoxus transversalis*, endemică în Dunăre şi Nistru, *Th. danubialis*, răspîndită în fluviile

[53] Considerăm posibil ca aceste două subspecii să formeze împreună o specie deosebită de *R. rutilus* şi să fie eventual conspecifice cu *R. pigus* din nordul Italiei şi Dunărea superioară.

ce se varsă în nordul Mării Negre (atunci de ce nu şi *Th. fluviatilis*, răspîndită în aproape întreaga Europă ?), speciile potamofile de peşti *Acipenser nudiventris* şi *Abramis sapa* (ambele cu răspîndire aralo-caspo-pontică, dar care nu ajung niciodată în apa salmastră), genul strict reofil *Sabanejewia* (răspîndit într-o parte a bazinului ponto-caspo-aralic, dar şi în nordul Italiei, bazinul Eufratului etc.), racul *Astacus leptodactylus*. Dacă am considera relicte ponto-caspice toate speciile primar-dulcicole, limitate la o parte a bazinului celor două mări, ar mai trebui să includem în această listă numeroşi alţi peşti primar-dulcicoli, potamofili, reofili sau chiar tipic montani, de exemplu 5 specii de *Gobio*, genurile *Aspro*, *Romanichthys*, perechea *Acerina-schraetser* — *Ac. acerina* etc. şi chiar întreaga ihtiofaună a Europei, ţinînd seama de faptul că toţi peştii primar-dulcicoli ai Europei apusene şi nordice trăiesc şi în bazinul Dunării şi provin din refugiul glacial dunărean (P. Bănărescu, 1960).

Putem conchide că în problema relictelor marine în apele dulci, atît arctice (respectiv circumbaltice), cît şi ponto-caspice, concepţiile noi ale lui Segerstrale şi Morduckhai-Boltovkoi aruncă o lumină cu totul nouă.

Tot în Europa ar mai exista o faună relictă de origine marină, dar mult mai veche, deci mai greu de analizat, şi anume cea reprezentată de crustacee hipogee, aparţinînd unor grupe de origine marină : izopode din familiile *Microparasellidae*, *Microcerberidae*, *Cirolanidae*, *Sphaeromidae*, cîteva genuri de amfipode, de mizide (*Troglomysis*, *Spelaeomysis*), genul de ostracod comensal *Sphaeromicola*, cîteva decapode din familiile *Palaemonidae* şi *Atyidae*, unii viermi (A. Thienemann, 1950). Unii autori consideră (C. Kosswig (1943) părere acceptată şi de A. Thienemann) că aceste specii, respectiv strămoşii lor, au trecut la viaţa hipogee încă în mare, populînd cavităţile submarine sau domeniul interstiţial marin, după care, o dată cu exondarea regiunii, au trecut în domeniile hipogee continentale, îndeosebi în cel freatic şi hiporeic, mai puţin în cel cavernicol propriu-zis. F. Hubault (1938) constată că în Europa vestică şi centrală speciile respective sînt concentrate la limitele mărilor miocenă şi pliocenă (fig. 39). Ar rezulta că în actualul areal aceste specii ar fi relicte din Tethysul miocen sau pliocen. Ulterior s-a găsit un reprezentat al genului *Microcerberus* (*M. plesai*), apoi *Microcharon acherontis* şi arhianelidul *Troglochaetus beranecki* în bazinul Crişului Repede, unde aceste specii ar putea fi relicte rămase din Marea Ponţiană sau chiar Sarmatică (P. A. Chappuis, Cl. Delamare-Deboutteville, 1959).

O specie de *Microcharon* (*M. kirghisicus*), amfipodul halofil *Bogidiella lindbergi*, precum şi foraminifere de origine marină s-au găsit recent în ape subterane din Asia Centrală (Karakum, Afganistan şi în vecinătatea lacului Issîk-kul) (J. A. Birstein şi S. I. Ljovuschkin, 1956); se consideră că această faună a rămas dintr-o mare ce ar fi avut legătură cu Mediterana, respectiv cu Tethysul, dar este greu de precizat dacă este vorba de marea paleogenă sau Marea Akchagyl) sau chiar (pentru specia *M. kirghisicus* din vecinătatea Issîk-Kulului) de o mare mezozoică.

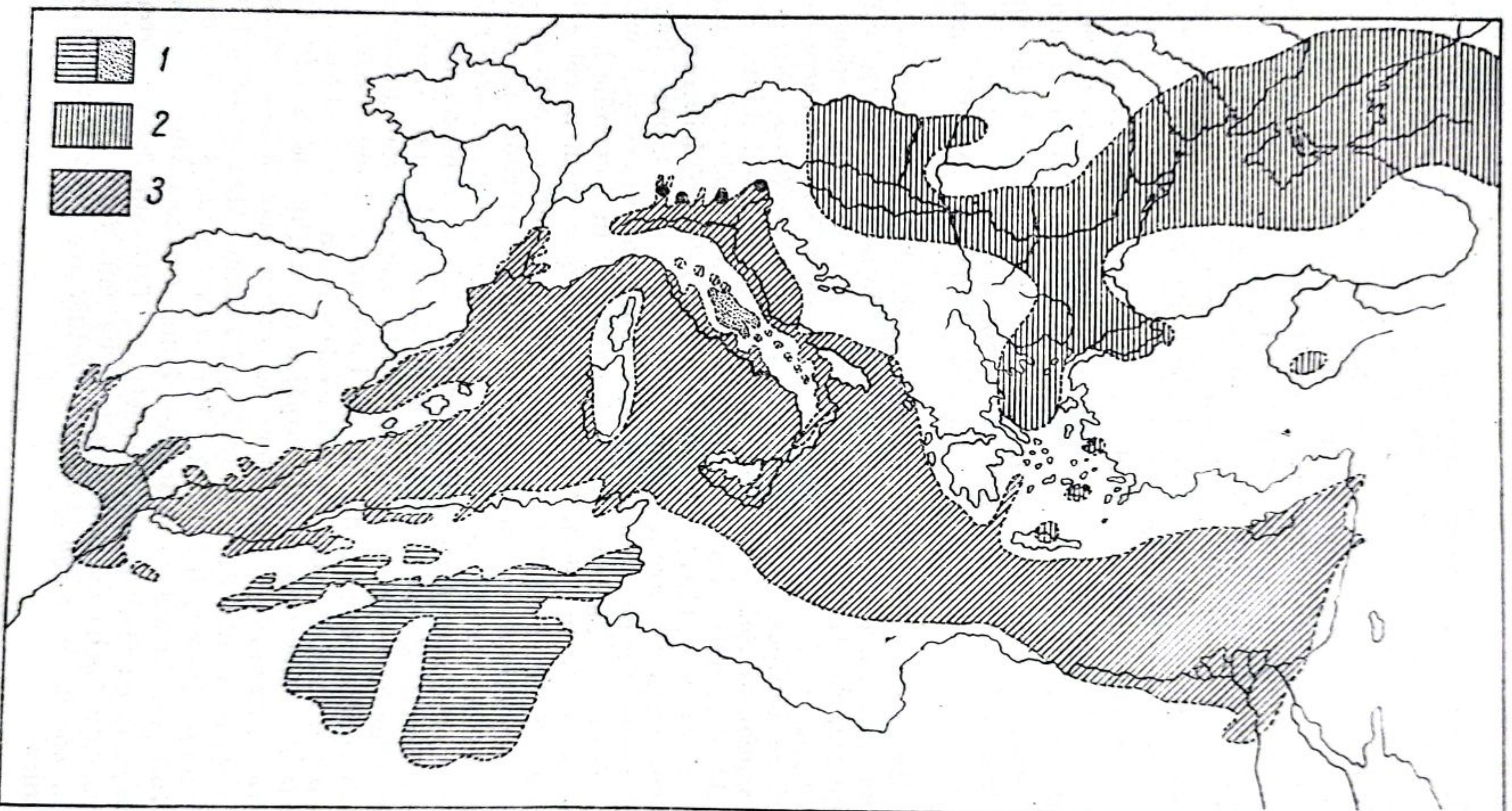


Fig. 39. — **Situația paleogeografică a Europei în pliocen și răspîndirea actuală a unor presupuse relicte marine pliocene în apele dulci hipogee.** *1*, **Bazine acvatice intracontinentale;** *2*, **bazinul ponto-caspic (Marea Ponțiană);** *3*, **Mediterana (Tethysul);** *4*, **presupuse relicte de origine marină în ape hipogee (după H u b a u l t, din T h i e n e m a n n, 1950).**

LACURILE VECHI ŞI PROBLEMELE LOR FAUNISTICE

Pe toate continentele şi insulele mai mari există un număr de lacuri dintre care majoritatea sînt legate de reţeaua fluviatilă, avînd atît afluenţi, cît şi emisari. Cu toate aceste legături, fauna lacurilor este bine izolată de cea a fluviilor prin bariere ecologice; cu excepţia unor specii euritope, majoritatea speciilor din fluvii nu pot trăi în lacuri (mai ales în părţile centrale şi adînci ale acestora) şi invers. Acest fapt opreşte şi schimbul faunistic dintre lacurile legate de acelaşi bazin fluviatil. Rezultă că faunele lacustre au un grad avansat de izolare şi ne-am aştepta la un grad avansat de endemism al faunelor lacustre. În majoritatea lacurilor din Europa şi America de Nord trăiesc însă specii destul de larg răspîndite (de exemplu cele planctonice), în genere comune mai multor lacuri, care adesea sînt reprezentate în fiecare lac printr-o formă locală, subspecie sau subspecie în devenire. Faptul că aceste forme nu au devenit încă specii se datoreşte vîrstei recente a majorităţii lacurilor. Într-adevăr, toate lacurile din nordul Europei şi Americii de Nord (inclusiv Marile Lacuri), ca şi cele din Alpi, au o vîrstă postglacială; mai mult chiar, ele urmează a se colmata relativ curînd (la scară geologică), astfel încît şi şansele ca formele ce le populează să devină în viitor specii endemice sînt reduse.

Există însă un număr de lacuri vechi, de vîrstă terţiară, a căror faună pune probleme zoogeografice deosebit de interesante: în primul rînd lacul Baikal, cel mai adînc din lume (1741 m) şi de vîrstă paleogenă, poate chiar cretacică; în al doilea rînd marile lacuri africane (cel mai vechi şi interesant din ele este Tanganyika, al doilea ca adîncime din lume (1 435 m), urmînd Nyasa, apoi Victoria; celelalte lacuri africane sînt mai tinere şi mai puţin interesante); alte lacuri vechi şi interesante din punct de vedere zoogeografic sînt Titicaca din Anzi şi Ohrida din Iugoslavia.

Aceste lacuri au o serie de particularităţi ecologice (de exemplu în Baikal există o adevărată faună abisală), de care nu ne vom ocupa. Principalele caractere zoogeografice comune lacurilor vechi sînt: 1) un grad avansat de endemism; 2) prezenţa unor adevărate roiuri de specii îndeaproape înrudite, ceea ce sugerează o speciaţie explozivă în cadrul anumitor taxoni superiori; 3) existenţa de specii animale arhaice, respectiv supravieţuitori ai unor faune vechi şi ale căror rude mai apropiate se întîlnesc la distanţă mare.

Gradul de endemism este în funcţie de vechimea lacului. Baikalul are cel mai avansat endemism: 90% din cele 652 de specii de metazoare, de asemenea multe zeci de genuri şi 7 familii (una de spongieri, două de turbelariate, gasteropode şi peşti; însă cele două familii de gasteropode şi una de peşti nu sînt recunoscute de toţi autorii, unii considerîndu-le subfamilii) (M. K o z h o v , 1963). Lacul Tanganyika nu are familii endemice; are o subfamilie endemică de insecte hemiptere şi numeroase genuri endemice: 36 din familia de peşti *Cichlidae*, 7 aparţinînd altor familii de peşti, 25 de moluşte (majoritatea lor aparţinînd familiei *Thiari-*

dae). Lacurile Nyasa, Victoria, Ohrida etc. conțin mai puține genuri endemice (Nyasa 20 de ciclide), însă extrem de multe specii; de exemplu Victoria are 55 de specii endemice de *Haplochromis* după G. de L a t t i n (1967), iar după G. H. G r e e n w o o d (1965) 120 de specii, Ohrida 34 de specii endemice de gasteropode, două de spongieri, 26 de turbelariate etc. (S. S t a n k o v i ć, 1960).

Endemismul pronunțat este strîns legat de existența, în cadrul unei serii de genuri și familii, a unui mare număr de specii, adesea îndeaproape înrudite; mulți autori vorbesc despre roiuri de specii. Abundența de specii se observă atît în cadrul familiilor și genurilor endemice, cît și în al celor larg răspîndite. Astfel, în Baikal, familia endemică de pești *Cottocomephoridae* (înglobată de unii autori în *Cottidae*) este reprezentată prin 8 genuri și 24 de specii (pînă la 5 specii de gen — M. K o z h o v, 1963); în același lac, amfipodele sînt reprezentate prin 239 de genuri endemice (unele genuri avînd pînă la 30—40 de specii); bogate în specii sînt și unele genuri de platelminți, apoi genul endemic de prosobranhiate *Baikalia* (cu 32 de specii), care împreună cu genul monotipic *Liobaicalia* este considerat de unii autori ca formînd o familie aparte, *Baicaliidae.* Alt gen de gasteropod, însă dintre pulmonate, *Choanomphalus*, conține 7 specii endemice.

Cele mai bogate roiuri de specii se întîlnesc însă printre ciclidele din marile lacuri africane, și nu atît printre genurile endemice, cît printre cele mai larg răspîndite, în primul rînd *Haplochromis*, deja amintit. În Tanganyika a avut loc un fenomen activ de speciație și între moluște: de exemplu *Grandidiera*, un gen endemic de lamelibranhiate, are 13 specii, *Lavigera* dintre genurile endemice de tiaride, are 8 specii, *Edgardia* 11, celelalte genuri pînă la 7 specii. Lacul sud-american Titicaca este caracterizat prin puternica dezvoltare a genului de ciprinodontid *Orestias* (reprezentat prin 12 specii, dintre care 9 endemice) și a genului de amfipode *Hyalella* care conține 11 specii endemice. În fine, în lacul Ohrida sînt bogate în specii endemice mai multe genuri de turbelariate și de gasteropode prosobranhiate și pulmonate.

Atît endemismul, cît și bogăția în specii, respectiv existența de roiuri de specii, se manifestă numai în cadrul anumitor grupe. Așa, de exemplu, dacă în lacul Baikal există două familii endemice de pești (*Comephoridae* cu două specii și *Cottocomephoridae* cu 24 de specii în 8 genuri, ultima familie suferind deci o speciație bogată), în schimb celelalte familii de pești sînt reprezentate în lac numai prin specii banale, larg răspîndite. De asemenea, în lacurile africane, atît endemismul pronunțat, cît și bogăția în specii se manifestă numai în cadrul ciclidelor; celelalte familii conțin și ele un oarecare număr de genuri și specii endemice, dar care este comparabil cu numărul de endemisme ce se întîlnesc în multe bazine fluviatile din Africa. Același fenomen se observă în cadrul moluștelor; în Baikal endemismul și speciația sînt puternice în cadrul familiei *Hydrobiidae* și al genului *Choanomphalus*, normale în cadrul familiilor *Valvatidae, Ancylidae, Sphaeriidae*, nule în cadrul familiilor *Limnaeidae* și *Unionidae.* În Ohrida endemismul și bogăția în specii caracterizează fa-

miliile *Planorbidae*, *Ancylidae* şi mai ales *Hydrobiidae*, pe cînd viviparidele, limneidele etc. sînt reprezentate numai prin specii banale. În lacul Titicaca, singurele grupe care au speciat puternic sînt familiile ciprinodontidelor dintre peşti şi cea a hialelidelor dintre amfipode; de fapt, acest lac are o faună săracă, în sensul că ea conţine puţini taxoni superiori. Grupele superioare de animale care prezintă atît un grad avansat de endemism, cît şi o speciaţie puternică în toate lacurile vechi sînt peştii şi gasteropodele; ambele clase sînt reprezentate în diversele lacuri prin alte familii. Din contră, amfipodele, care în lacul Baikal constituie grupul cel mai bogat în specii, în lacul Ohrida sînt reprezentate printr-un număr redus de specii banale, în lacul Titicaca relativ bine reprezentate prin specii endemice, iar în lacurile africane par a lipsi sau în orice caz au un rol cu totul neînsemnat.

Al treilea caracter zoogeografic al faunelor lacurilor vechi este prezenţa de genuri şi specii ale căror rude mai apropiate trăiesc într-o regiune depărtată, respectiv au areal discontinuu. Acest fenomen se observă îndoesebi în lacurile Baikal şi Ohrida: de exemplu genul de hirudineu *Torix* şi genul de briozoar *Hislopia* se întîlnesc, în afară de Baikal, în ţinuturile subtropicale ale Asiei sud-estice; genul de gasteropod *Choanomphalus* se întîlneşte în afară de Baikal în lacul Hubsugul din Mongolia; specia de oligochet *Lamprodrilus pygmaeus* s-a observat în Baikal şi Ohrida; genul de peşti *Salmothymus* din Ohrida şi rîurile vecine este înrudit cu *Brachymystax* din Siberia etc. Acest fenomen arată că lacurile vechi adăpostesc forme arhaice sau relicte, resturi ale unor faune vechi, în trecut larg răspîndite. O dovadă în sprijinul acestei afirmaţii este prezenţa în Ohrida a unor moluşte înrudite cu forme terţiare (îndeosebi pliocene), care în restul Europei au dispărut, nelăsînd urmaşi (de exemplu singurii doi supravieţuitori ai subfamiliei *Fossarulinae*, care în pliocen era bogat reprezentată în specii) (G. de L a t t i n , 1967). În acest sens, amintim şi prezenţa în Baikal a singurului crustaceu sincarid, *Bathynella magna*, în afară de anaspidaceele australiene, care nu este hipogeu.

O serie de autori au susţinut, unii pînă recent (G. Y. V e r e s c h a g i n , 1949), că Baikalul şi alte lacuri vechi ar fi resturi ale unor mări din trecut, iar fauna lor ar fi de origine marină. Drept argumente zoogeografice s-au adus prezenţa în Baikal a unei specii de focă, descendenţa celor două familii de peşti endemice în lacul Baikal din cotidele de origine marină, existenţa în mai multe lacuri a unor specii (de copepode, polichete etc.) aparţinînd unor familii de origine marină, aspectul marin (talasoid) al genurilor de gasteropode endemice în zona profundă a lacului Tanganyika etc.

Cercetările recente infirmă aceste păreri. Astfel, studiile geomorfologice au arătat că toate lacurile vechi au fost de la început lacuri de apă dulce, au apărut în regim continental şi din momentul formării lor nu au avut niciodată vreo legătură cu marea. Fauna lacurilor respective constă în primul rînd din animale ce s-au răspîndit pe cale continentală. Este adevărat că, spre deosebire de fluvii şi rîuri în lacurile vechi

sînt mai bine reprezentate familiile secundar-dulcicole: ciclidele și ciprinodontidele dintre pești (genul *Orestias* aparține ultimei familii), tiaridele și hidrobiidele dintre prosobranhiate. Comeforidele și cotocomerforidele sînt familii derivate din strămoși marini, iar amfipodele dulcicole provin din cele marine. S-a arătat anterior că familiile secundar-dulcicole au și ele o răspîndire în primul rînd continentală, diferind de cele primar-dulcicole printr-un grad mai avansat de eurihalinitate, care le permite să străbată ocazional brațe marine; apele dulci rămîn însă habitatul lor principal. La fel este cazul cu animalele dulcicole derivate, ca, de exemplu, genul *Cottus*, probabil înrudit cu strămoșii celor două familii endemice din Baikal, și cu amfipodele care urcă activ în susul fluviilor. Alte grupe bine reprezentate în lacurile vechi turbelariatele, tricladele, oligochetele din familia *Lumbricullidae*, hirudineele, sînt primar-dulcicole. Dintre formele de origine marină recentă este foca, ce a putut să urce cu ușurință în susul fluviului Enisei pînă în Baikal; în fine, polichetul din Baikal aparține genului *Manayunkia*, care, deși de origine marină, este reprezentat în apele dulci din diverse regiuni ale lumii.

Faptul că animalele secundar-dulcicole și cele derivate sînt mai bine reprezentate în lacurile mari decît în fluvii se explică probabil prin unele avantaje selective ale acestor animale în lacuri, în care condițiile, cu excepția salinității, prezintă oarecare asemănare cu cele din mări. Aceasta explică și aspectul talasoid, asemănarea cu speciile marine ale multor gasteropode lacustre, îndeosebi a genurilor din Tanganyika (aceste genuri, despre care s-a presupus că ar proveni dintr-o mare cenozoică sau chiar mezozoică, aparțin familiei *Thiaridae*, bine reprezentate în apele dulci din majoritatea continentelor și care numai ocazițional pătrunde în ape salmastre).

Este deci stabilit faptul că lacurile vechi, cel puțin cele de care ne-am ocupat aici, au fost de la început dulci și s-au populat pe cale continentală din rețeaua fluviatilă. Fauna actuală a acestor lacuri este un rezultat a două procese: 1) pătrunderea treptată de specii din rețeaua fluviatilă vecină sau (în cazul rotiferelor, entomostraceelor planctonice etc.) din alte lacuri prin mijloace pasive de transport; 2) o speciație intensă, prin evoluția formelor pătrunse din rețeaua fluviatilă și scindarea lor intralacustră.

Spre deosebire de alte medii de viață, în lacuri pătrunderea treptată de noi specii din rîurile vecine nu duce la înlocuirea celor vechi; o explicație a acestui fenomen ar fi existența unui mare număr de nișe ecologice. În felul acesta a apărut una din caracteristicile zoogeografice ale faunelor lacurilor vechi: supraviețuirea unor forme rămase din faunele mai vechi ale continentului sau regiunii geografice respective. Evoluția ulterioară în lacuri, la adăpostul izolării, explică endemismul accentuat al faunelor lacustre vechi. Cît despre roiurile de specii, ele au apărut, pe de o parte, prin pătrunderea succesivă a aceleiași specii din rîurile vecine, urmată de apariția, în perioada dintre două colonizări, a izolării reproductive, pe de altă parte prin speciație intra-

lacustră. Speciaţia intralacustră ar putea fi uneori simpatrică (de exemplu în cazul unor genuri de ciclide din lacurile africane), respectiv ecologică sau psihică, dar în multe alte cazuri este alopatrică, legată de discontinuitatea biotopului sau de fragmentarea şi refacerea succesivă a unor lacuri. Această problemă, ca şi cea a colonizării duble şi repetate, a fost tratată în capitolul al II-lea.

COMPARAŢIE ÎNTRE RĂSPÎNDIREA REGIONALĂ A ANIMALELOR DULCICOLE ŞI A CELOR MARINE ŞI TERESTRE

Răspîndirea geografică a animalelor de apă dulce nu poate fi înţeleasă decît cunoscînd liniile mari de răspîndire a celor terestre şi marine. Principalul grup de animale de apă dulce rămîn cele primar-dulcicole, a căror întreagă evoluţie a avut loc în cadrul reţelei fluviatile continentale; după cum am arătat în capitolul al III-lea, pentru aceste animale mările au reprezentat şi reprezintă bariere mai importante decît lanţurile de munţi sau chiar decît deşerturile. Este de acea normal ca răspîndirea acestor animale, ca şi cea a genurilor dulcicole derivate (*Lota*, *Thymallus*, *Siniperca* etc. dintre peşti, *Theodoxus* ş.a. dintre prosobranhiate), şi cu atît mai mult cea a animalelor dulcicole de origine terestră (insecte, hidracarieni, gasteropode pulmonate), să coincidă, în linii mari, cu răspîndirea animalelor terestre. Animalele secundar-dulcicole, ca şi cele diadrome, s-au răspîndit atît pe cale continentală, cît şi marină; răspîndirea unora dintre grupele respective se aseamănă cu aceea a mai multor grupe marine (de exemplu răspîndirea familiilor de peşti *Galaxiidae*, *Aplochitonidae*, *Retropinnatidae* se aseamănă cu cea a grupelor marine circumantarctice), dar şi cu a unor animale terestre dotate cu posibilităţi de răspîndire peste braţe marine (existenţa unor genuri înrudite de tiaride în sudul Asiei şi în Australia prezintă o analogie nu numai cu răspîndirea unor animale marine indo-australiene, ci şi cu cea a animalelor terestre aparţinînd „stratului muridelor" din Australia). În fine, răspîndirea animalelor marine complementare şi sporadice (cu adevărat periferice) este strîns legată de cea a strămoşilor marini ai acestora; de exemplu genul *Glossogobius* din apele dulci şi salmastre ale insulei Madagascar, Indiei, arhipelagului indo-malaez şi Polineziei, *Vaimosa* din apele dulci începînd din India şi pînă în Filipine şi Oceania, genul *Bryanina* în arhipelagurile Tahiti şi Marchize (J. R. Norman, 1944; F. P. Koumans, 1953) şi o serie de alte genuri şi specii de gobiide dulcicole sau salmastricole şi dulcicole au o distribuţie indo-vest-pacifică întru totul asemănătoare cu aceea a numeroase specii şi taxoni superiori marini (Sv. Ekman, 1935; vezi şi capitolul al IV-lea).

Deoarece animalele primar-dulcicole, împreună cu cele terestre şi cu genurile derivate de origine marină, care au toate o răspîndire continentală, domină categoric faţă de cele secundar-dulcicole şi diadrome (cu răspîndire atît continentală, cît şi periferică) şi faţă de cele complementare şi sporadice (cu răspîndire tipic periferică), distribuţia în linii

mari a animalelor dulcicole se apropie mai mult de cea a animalelor terestre. Principala deosebire este importanța covîrșitoare pe care o au în zoogeografia dulcicolă bazinele fluviatile ca unități regionale care determină arealele multor specii și chiar taxoni superiori și care coincid cu subdiviziunile provinciilor zoogeografice dulcicole.

Tratînd fauna terestră și cea marină (capitolul al IV-lea), am arătat importanța biochorelor: arborealul, eremialul și oreotundralul pentru prima, litoralul, abisalul și pelagialul pentru a doua. În linii mari, arborealul caracterizează zonele cu umiditate mare sau moderată, eremialul zonele aride. Umiditatea regiunii influențează și fauna de apă dulce; în zonele umede, rețeaua fluviatilă și lacustră este bogată, biotopurile variate, fauna acvatică se dezvoltă în bune condiții. În zonele aride, condițiile de existență sînt nefavorabile; multe animale dulcicole nu pot trăi și unele se refugiază în domeniul subteran sau capătă adaptări speciale, care le permit să supraviețuiască în ape scăzute (ouă durabile, viață latentă în mîl etc.). Aridizarea unor regiuni (Asia Centrală, Asia vestică, Australia, vestul Americii de Nord) a fost nefavorabilă faunei acvatice în ansamblu, a sărăcit-o. Alternanța dintre pluvialele umede și interpluvialele secetoase a avut însă și un efect pozitiv, permițînd o speciație puternică, prin fragmentarea periodică a arealelor, urmată de extinderea lor. De aceea, în unele regiuni aride, anumite genuri sînt bogat reprezentate în specii (de exemplu *Noemacheilus* și *Schizothorax* în Asia Centrală, primul gen și în cea vestică).

Deși condițiile de viață în zonele aride sînt în ansamblu nefavorabile faunei de apă dulce, ele nu determină diferențierea unei faune deosebite de cea din zonele umede; porțiunile unui bazin fluviatil situat în regiuni aride sînt populate de aceeași faună (în linii mari și în sens zoogeografic) ce se întîlnește în porțiunile aceluiași bazin din zone de pădure. În fauna terestră se constată o mare deosebire între faunele de pădure și cele de stepă: în stepele din sudul părții europene a U.R.S.S., în Bărăgan și în Pusta ungară, de exemplu, trăiește o faună stepică, cu afinități central-asiatice, mai diferită de cea a pădurilor vest- și nord-europene. În schimb, în cursul inferior al Niprului, Donului, Nistrului, în cel inferior și mijlociu al Dunării care străbat aceste stepe trăiesc aceleași specii de pești primar dulcicoli (*Gobio albipinnatus*, *Abramis sapa*, *Leuciscus cephalus*, *Acerina acerina* - *A. schraetser* etc.), moluște (*Theodoxus danubialis*, *Th. fluviatilis*, cele două specii de *Fagotia*, *Unio pictorum*, *Pseudanodonta complanata* etc.), ca în restul bazinelor respective ce străbat zona de pădure. La fel, fauna ihtiologică și cea malacologică a cursurilor inferioare ale Amu-Dariei și Sîr-Dariei, care curg într-o regiune extrem de aridă, au afinități ponto-caspice și central-europene. Însăși ihtiofauna așa de specială central-asiatică (*Schizothorax* și genurile înrudite, specii de *Noemacheilus*) nu este proprie zonelor de podiș înalt cu climat arid, ci trăiește în fluviile central-asiatice, atît în cursul lor de munte, cît și în zonele în care ele străbat podișuri sau stepe deșertice aride. Aridizarea unei regiuni determină dispariția anumitor specii, eventual chiar a în-

tregii faune (dacă rîul dispare în deşert), dar nu înlocuirea unei faune arboreale de peşti, moluşte, malacostracee printr-o faună eremială, ca în cazul animalelor terestre.

Deci o principală deosebire între fauna terestră şi cea dulcicolă este că în cadrul ultimei nu se pot recunoaşte cele două biochore ce o caracterizează pe prima. G. de Lattin (1967) este de părere că în cadrul faunei de apă dulce s-ar distinge două biochore: a apelor curgătoare şi a celor stătătoare, cu care afirmaţie noi nu putem fi de acord. Un număr foarte mare de specii trăiesc atît în ape stătătoare, cît şi în cele curgătoare, şi nu numai în cursul inferior, lent, al acestora; specii oxifile de moluşte din genurile *Theodoxus* şi *Fagotia* trăiesc la noi şi în rîuri pietroase şi rapide, precum şi în lacurile litorale nisipoase şi chiar în unele bălţi bine oxigenate ale Dunării; peştii care la latitudinea noastră trăiesc numai în rîuri de munte (*Salmo trutta fario*, *Cottus gobio*, *Phoxinus phoxinus*, *Leuciscus souffia agassizi*) în Alpi şi în nordul Europei se întîlnesc şi în lacuri şi chiar în bălţi. Din punct de vedere arealistic, se constată o concordanţă între răspîndirea speciilor tipic stagnofile şi bazinele fluviatile; de exemplu ţigănuşul (*Umbra krameri*) trăieşte în bazinele Dunării şi Nistrului; limita estică a arealului linului (*Tinca tinca*) coincide cu cumpăna apelor dintre Enisei şi Lena etc. Mai mult, înseşi endemismele, atît de caracteristice lacurilor vechi, provin, după cum s-a arătat în subcapitolul precedent, din strămoşi originari din reţeaua fluviatilă vecină. Un lac mare, eventual împreună cu bazinul său, este echivalent, în ierarhia zoogeografică regională, cu un bazin fluviatil.

Considerăm că este mai real să se delimiteze în modul următor biochorele faunei de apă dulce:

1. Fauna legată în primul rînd de reţeaua fluviatilă. În această categorie intră marea majoritate a animalelor dulcicole, îndeosebi cele primar acvatice (primar-sau secundar -dulcicole, precum şi de origine marină), atît din apele curgătoare, cît şi din cele stătătoare. Limitele arealelor acestor specii coincid în linii mari cu limitele bazinelor fluviatile.

2. Fauna legată de apele temporare şi independentă de reţeaua fluviatilă. Aici intră în primul rînd filopodele, anostracele[54] şi copepodele diaptomide. Cvasitotalitatea anostracelor, marea majoritate a filopodelor concostrace şi notostrace, precum şi multe diaptomide (probabil şi alte entomostracee, unele rotifere etc.) trăiesc exclusiv în bălţi temporare, care seacă periodic, şi nu numai că nu sînt legate de reţeaua fluviatilă, dar nici măcar nu sînt situate în apropierea rîurilor. În apele temporare se întîlnesc şi unele diaptomide, precum şi cladocere, ciclopode etc., care nu sînt caracteristice acestor ape, întîlnindu-se şi în bălţile şi lacurile legate de reţeaua fluviatilă; însă majoritatea acestor cladocere şi ciclopode sînt specii foarte larg răspîndite, fără importanţă zoogeografică. Din contră, majoritatea speciilor proprii apelor temporare, şi

[54] Conform unei noi concepţii filogenetice, anostracele nu fac parte din filopode, cum se considera pînă acum; în cadrul filopodelor intră concostracele, notostracele şi cladocerele.

în primul rînd anostracele, au, în ciuda faptului că posedă ouă durabile și se pot răspîndi pasiv, areale limitate; probabil că ouăle durabile ale acestor organisme nu pot fi transportate decît la distanțe mici și totodată ele nu se dezvoltă decît în ape cu anumite caracteristici ecologice, ceea ce face ca speciile respective să aibă arealul limitat la zone cu un anumit climat. Atît inventarul sistematic, cît mai ales arealul speciilor de anostrace și diaptomide sînt departe de a fi complet cunoscute în orice caz, mai incomplet decît cele ale peștilor, decapodelor, lamelibranhiatelor și prosobranhiatelor), ținînd seama îndeosebi de faptul că majoritatea bălților temporare scapă neobservate, precum și de micul interes practic pe care-l prezintă acest biotop și speciile respective. Totuși, atît cît se știe, arealele speciilor și genurilor de anostrace, concostrace și diaptomide corespund mai degrabă unor zone climatice dispuse latitudinal; acest tip de răspîndire se aseamănă deci mai mult cu cel al animalelor terestre decît cu al celor dulcicole legate de rețeaua fluviatilă. Ca exemple putem cita: anostracele *Branchinectella media* (care reprezintă o subfamilie monotipică), răspîndită în stepele R.S.S. Kazahe, cele pontocaspice, cele ale Spaniei și ale Republicii Populare Algeria, lipsind în zonele păduroase vecine, *Artemiopsis bungei* din zona arctică a Siberiei și insulele vecine, *A. stefanssoni* din zona arctică a Canadei și Alaskăi, *Eubranchipus serratus* și *E. bundyi*, larg răspîndite în zonele de prerii și păduri din America de Nord, atît în bazinul Mississippi, cît și în cele al fluviilor din vestul continentului, *Chirocephalus chyzeri* din zona de pădure și silvostepă a Cîmpiei panonice și Cîmpiei române (J. Brtek, 1966), diaptomidul *Hemidiaptomus hungaricus* cu aceeași distribuție.

Biochora animalelor legate de rețeaua fluviatilă este oarecum echivalentă arborealului; cea a apelor temporare s-ar asemăna cu eremialul; semnificativ în această privință este faptul că anostracele sînt relativ mai bine reprezentate în Australia, regiune prin excelență aridă, decît în celelalte continente. Însă, pe cînd arborealul și eremialul cuprind în cadrul continentelor suprafețe foarte întinse, iar întrepătrunderea lor, respectiv apariția de petice de eremial în domeniul arborealului sau invers, se observă numai în zonele de contact, zonele cu ape temporare sînt pretutindeni încadrate între ochiurile rețelei fluviatile.

S-ar putea eventual considera apele hipogee ca reprezentînd o a treia biochoră dulcicolă (ceea ce ne-ar obliga să considerăm și fauna terestră subterană ca reprezentînd o biochoră diferită de arboreal). Însă elementele dulcicole hipogee provin din fauna rețelei fluvio-lacustre, fiind fie pătrunse recent în hipogeu (peștii, gasteropodele), fie într-un trecut relativ apropiat (unele izopode) sau, din contră, depărtat (sincaridele). Am arătat anterior că o bună parte din fauna apelor dulci subterane provine direct din cea marină, dar animalele respective (în primul rînd amfipode, apoi alte peracaride etc.) aparțin unor grupe superioare, reprezentate și în fauna rețelei fluviatile. Considerăm deci că apele subterane trebuie atașate biochorei fluvio-lacustre.

Între animalele acestei biochore se disting, pe baza tipului lor de areal, trei categorii: 1) animale primar-acvatice (pești, moluște etc.) ale căror areale corespund bazinelor fluviatile; 2) insecte reofile (mai ales plecoptere, efemeroptere, trihoptere) legate de masivele muntoase; arealele lor sînt în genere diferite de cele ale speciilor precedente; amintim, de exemplu, că pe cînd peștii, moluștele etc. sînt foarte slab reprezentați în insulele mediteraneene, insectele reofile abundă în aceste insule-în Corsica există numeroase endemisme (E. Angelier, 1959); 3) animale hipogee, al căror areal este în genere foarte redus.

În cele ce urmează prezentăm pe scurt regiunile zoogeografice de apă dulce, delimitate pe baza studiului asupra peștilor (P. Bănărescu, 1960), caracterizîndu-le și pe baza altor grupe de animale dulcicole, în primul rînd decapode, lamelibranhiate și prosobranhiate (fig. 40).

Regiunea holarctică de apă dulce are o extindere mai mică decît cea terestră, neincluzînd Asia estică și centrală, iar din cea vestică cuprinzînd numai bazinul ponto-caspo-aralic și centrul Anatoliei. Majoritatea grupelor de animale dulcicole holarctice au o răspîndire mai mare decît regiunea așa cum o delimităm aici, întinzîndu-se și în Asia estică (mai ales nordul ei), parțial în cea vestică și centrală; dar în aceste trei regiuni, grupele de animale dulcicole holarctice sînt în minoritate față de cele sinoindiene. Dintre pești, endemice în regiune și răspîndite atît în partea eurasiatică, cît și în cea nord-americană sînt doar familiile *Percidae*, *Umbridae* și *Daliidae* (această ultimă familie limitată la extremitatea estică a Siberiei și cea vestică a Alaskăi), familia *Esocidae*, familiile diadrome *Acipenseridae*, *Gasterosteidae*, *Salmonidae*, subfamilia *Leuciscinae* (dintre ciprinide), genurile derivate *Lota* și *Cottus* se întîlnesc și în Asia estică. Familiile de ganoizi *Amiidae* și *Lepisosteidae*, azi exclusiv nord-americane, se cunosc în stare fosilă și în Eurasia. Ihtiofauna regiunii poate fi considerată în ansamblu drept un amestec între grupe vechi holarctice, care sînt în regres și supraviețuiesc îndeosebi în America de Nord, și *Cyprinidae*, pătrunse din Asia estică prin Siberia și care au înlocuit și tind să înlocuiască complet vechile familii.

Dintre crustacee, familia *Astacidae* este tipic holarctică și nord-est-asiatică; la fel, aselidele dintre izopode, unele genuri de amfipode (*Rivulogammarus*, *Crangonyx*, *Synurella*), familia hipogee *Bathynellidae* dintre sincaride (bipolară, trăind și în sudul Americii de Sud și Noua Zeelandă); dintre animalele de ape temporare, genul *Arctodiaptomus* dintre diaptomide are o răspîndire holarctică în sens larg (prezent și în Asia estică, centrală și vestică); familia *Polyartemiidae* și genul *Artemiopsis* dintre anostrace sînt răspîndite în părțile arctice ale Eurasiei și Americii de Nord, iar familia *Branchinectidae* cu un singur gen este răspîndită în regiunea holarctică și în America de Sud. Dintre lamelibranhiate unionacee, familia *Margaritiferidae*, considerată de *F. Haas* (1955) holarctică, cuprinde, conform delimitării lui *H. Modell* (1964), și genuri răspîndite pe continentele sudice; familia ar avea origine holarctică, așa cum era și familia *Unionidae*. Dintre prosobranhiate, aproape exclusiv holarctică este familia *Valvatidae*.

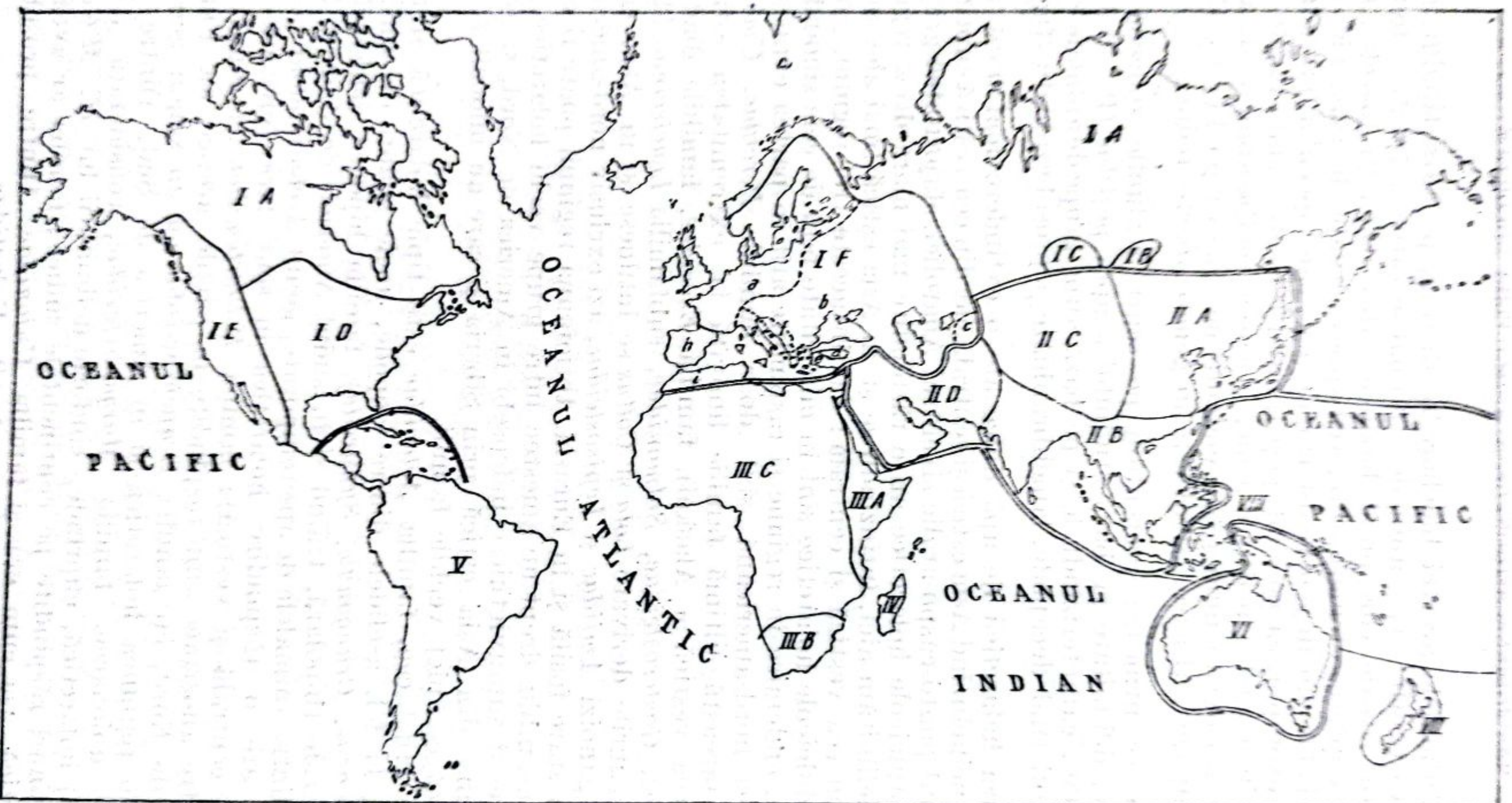


Fig. 40. — Regiunile zoogeografice pentru fauna dulcicolă, în primul rînd pentru pești. *I*, Regiunea holarctică; *II*, regiunea sino-indiană; *III*, regiunea etiopiană; *IV*, regiunea madagasică; *V*, regiunea neotropicală; *VI*, regiunea australiană; *VII*, regiunea neozeelandeză; *VIII*, regiunea indo-vest-pacifică (după P. Bănărescu, 1964).

Regiunea holarctică cuprinde 6 subregiuni:

Subregiunea arctică (*circumpolară*) cuprinde bazinul Oceanului Înghețat în Eurasia și America de Nord, afară de lacul Baikal și de cursul superior al fluviului Obi. Ihtiofauna, foarte săracă, este dominată de pești criofili aparținînd familiilor de origine marină *Salmonidae*, *Petromyzonidae* și genului *Cottus*. Astacidele lipsesc, la fel batinelidele; moluștele sînt slab reprezentate; genurile de amfipode sînt de origine marină arctică. Puținele specii de pești și moluște de climă temperată din partea euro-siberiană a subregiunii trăiesc aproape toate și în subregiunea euro-mediteraneană; speciile din partea americană în subregiunea est-nord-americană. Sărăcia acestei faune este cu totul recentă, datorită înrăutățirii climatice pleistocene; Siberia a fost, pînă în pliocen, zona de evoluție a faunei de apă dulce a Europei, iar partea arctică a Americii — patria actualei faune est-nord-americane; schimburile faunistice dintre Eurasia și America de Nord au avut loc prin zona actualei strîmtori Bering.

Subregiunea Baikal cuprinde lacul Baikal, ale cărui probleme zoogeografice au fost tratate în subcapitolul precedent.

Subregiunea vest-mongolă cuprinde cursul superior al fluviului Obi și cîteva lacuri vecine; există două genuri endemice de pești supraviețuitoare din fauna terțiară a Siberiei.

Subregiunea euro-mediteraneană cuprinde Europa (fără bazinul Oceanului Înghețat), nord-vestul Africii, Asia Mică fără (Tigru și Eufrat), bazinele caspic și aralic (în afară de cursul superior al Sîr-Dariei și Amu-Dariei) și lacul Issîk-Kul. 10 genuri de pești sînt endemice în subregiune (sau o depășesc prea puțin), fiind răspîndite în cea mai mare parte a ei; alte 21 de genuri endemice sînt răspîndite numai în porțiuni limitate ale subregiunii, mai ales în sudul ei. Dintre aceste genuri endemice, cîteva aparținînd percidelor s-au format în Europa; majoritatea însă aparțin ciprinidelor și cobitidelor și provin, după toate probabilitățile, din Siberia, unde au dispărut în pleistocen. Alte genuri de pești au o răspîndire euro-siberiană, palearctică, holarctică sau discontinuă (Europa și Asia estică, Europa și America de Nord, lipsind în Siberia); în subregiune pătrund și unele genuri vest-asiatice de pești, dintre care *Barbus* ajunge pînă în centrul Europei. Endemic este și genul de raci *Astacus*; subgenul de crabi *Potamon* s.str. trăiește în sudul subregiunii și în Asia vestică. Endemice mai sînt numeroase genuri de gasteropode (*Theodoxus*, *Fagotia* etc. și cele din Ohrida), amfipode epigee și hipogee (bogat în specii este *Niphargus*), genul de lamelibranhiat *Pseudanodonta*, genuri aparținînd altor grupe de crustacee (în genere hipogee), genuri de viermi etc. Dintre animalele proprii biochorei apelor temporare, sînt endemice trei genuri anostrace (*Tanymastix*, *Branchipus*, *Siphonophanes*);

genurile de diaptomide sînt mai larg răspîndite, *Sinodiaptomus* avînd un areal discontinuu (R.P. Chineză şi R.P. Bulgaria). În subregiune există trei faune de origine marină, amintite în subcapitolul 3.

Subregiunea est-nord-americană cuprinde America de Nord la est de Munţii Stîncoşi şi fără bazinul Oceanului Îngheţat, deci marile lacuri, bazinul fluviului Mississippi şi cel al rîurilor şi fluviilor ce se varsă în Atlantic şi Golful Mexic, spre sud pînă în sudul Mexicului. Ihtiofauna este bogată şi variată. Endemice sînt 6 familii de peşti (dintre care 5 arhaice), iar alte două (una arhaică) sînt comune cu subregiunea vest-nord-americană. Familiile holarctice *Percidae*, *Esocidae*, *Umbridae* sînt mai bine reprezentate, cel puţin ca număr de specii, decît în Eurasia. Ciprinidele sînt reprezentate numai prin subfamilia holarctică *Leuciscinae*; familia *Catostomidae*, înrudită cu ciprinidele, are centrul actual de răspîndire în această subregiune. Peştii secundar-dulcicoli sînt reprezentaţi prin ciprinodontiforme de origine central-americană, peştii de origine marină prin trei familii anadrome holarctice (*Petromyzonidae*, *Acipenseridae*, *Salmonidae*) şi prin puţine genuri şi specii derivate. Decapodele sînt reprezentate în primul rînd prin subfamilia endemică de raci *Cambarinae*, foarte bogată în specii; printre isopode şi amfipode se întîlnesc genuri holarctice şi genuri endemice. Familia de lamelibranhiate *Elliptionidae*, bogată şi ea în specii, este proprie Americii de Nord. Între prosobranhiate se întîlnesc relativ puţine genuri endemice. În cadrul biochorei apelor temporare nu se pot separa cele două subregiuni nord-americane; anostracele sînt reprezentate prin genuri diferite de cele eurasiatice (*Thamnocephalus* şi *Eubranchipus* sînt endemic nord-americane; comun cu Europa este doar genul larg răspîndit *Streptocephalus*; cele 3 genuri cu răspîndire holarctică nu ajung în subregiune). Genul *Arctodiaptomus* este holarctic, celelalte genuri de diaptomide sînt endemice.

Subregiunea vest-nord-americană cuprinde fluviile situate la vest de Munţii Stîncoşi. Ihtiofauna, foarte săracă, constă mai ales din genuri endemice aparţinînd unor familii prezente şi în estul continentului. Cambarinele lipsesc, racii fiind reprezentaţi de genul *Pacifastacus*, înrudit cu genul european *Astacus*.

Regiunea sino-indiană (orientală) cuprinde Asia, în afară de părţile ce aparţin holarctisului şi insulele vecine, spre sud-est pînă la linia lui Wallace. Sudul şi, în parte, estul Asiei au reprezentat centrul de evoluţie şi răspîndire al principalei familii dominante de peşti dulcicoli, ciprinidele, care s-au răspîndit în întreaga megagee. Endemice în regiune sînt 12 familii de peşti primar-dulcicoli, dintre care 10 trăiesc numai în subregiunea indo-malaeză, iar alte două şi în cea est-asiatică. Alte 6 familii au centrul de răspîndire în regiune, de unde s-au răspîndit şi în Africa (4 familii)sau Eurasia nordică (cobitidele şi siluridele).

În cadrul acestei regiuni se recunosc 4 subregiuni :

Subregiunea indo-malaeză cuprinde India, Indochina și Indonezia vestică. Ea reprezintă nucleul regiunii; 10 din cele 12 familii de pești primar-dulcicoli endemice în regiune se întîlnesc numai în subregiunea indo-malaeză și tot aici a fost centrul de răspîndire al ciprinidelor (îndeosebi al celei mai mari subfamilii, barbinele) și al altor familii. Peștii dulcicoli arhaici sînt foarte slab reprezentați — o specie de osteoglosid din genul *Scleropages* în Thailanda și Indonezia și un număr redus de nandide; cei secundar-dulcicoli sînt reprezentați prin două ciclide în India de sud și un număr redus de ciprinodontiforme; cei de origine marină (derivați și pericomplementari) sînt, din contră, bine reprezentați și toți aparțin unor familii marine tropicale. Racii lipsesc; crabii sînt reprezentați printr-un număr destul de mare de genuri endemice, precum și prin două genuri de gecarcinucine, care ajung pînă în nordul Australiei. Lamelibranhiatele sînt reprezentate prin numeroase genuri endemice de unionide și puține de mutelide și margaritiferide, prosobranhiatele mai ales prin familiile tropicale *Thiaridae* și *Hydrobiidae*; se află și viviparide, iar în nordul Indiei ajung și valvatidele holarctice. În India ajunge și un grup gondwanian de izopode primar-dulcicole, subordinul *Phreatoicoidea*. Dintre grupele de animale proprii biochorei apelor temporare, anostracele, puțin cunoscute, sînt reprezentate prin genuri larg răspîndite și prin genul palearctic *Chirocephalus*, iar diaptomidele prin genuri endemice, genuri comune cu Africa, iar altele cu Asia estică.

Subregiunea est-asiatică cuprinde bazinul Amurului, Japonia, peninsula Coreea, R.P. Chineză (afară de podișurile central-asiatice și de Tibet) și R.D. Vietnam pînă la bazinul Mekongului; ea este caracterizată printr-un amestec de faună autohtonă, indo-malaeză și holarctică. Ihtiofauna este dominată de ciprinide; 5 subfamilii ale acestora, precum și unele genuri de cobitide sînt autohtone, un număr redus de forme trăind și în Siberia și Europa. Celelalte subfamilii de ciprinide sînt comune cu subregiunea precedentă, dar sînt reprezentate în genere prin genuri endemice. Există și numeroși reprezentanți ai unor familii indo-malaeze (*Siluridae*, *Bagridae*, *Ophicephalidae* etc.), precum și destul de multe genuri derivate endemice. Ciprinidele fiind în ansamblu un grup de origine sud-asiatică, rezultă că grupele de pești autohtoni în subregiuni sînt mai înrudite cu fauna indo-malaeză decît cu cea holarctică. Peștii de origine sau afinități holarctice (4 genuri de leuciscine, un esocid, cîteva acipenseride, salmonide, petromizonide, cotide) sînt mult mai puțin numeroși decît cei autohtoni sau de afinități indo-malaeze.

În nordul subregiunii există un gen endemic de raci, *Cambaroides*, aparținînd familiei holarctice *Astacidae*; mai numeroși sînt crabii dulcicoli, reprezentați prin genuri endemice. Izopodele și amfipodele au afinități mai degrabă holarctice; sincaridele sînt reprezentate prin genul palearctic *Bathynella* (8 specii endemice în Japonia — W. Noodt, 1964), prin genul larg răspîndit *Parabathynella* și prin *Allobathynella* comun cu subregiunea indo-malaeză. Fauna de lamelibranhiate este bogată și mai înrudită cu cea indo-malaeză decît cu cea holarctică; multe dintre genurile

endemice se cunosc în stadiul fosil și din Europa (F. H a a s, 1955), ceea ce nu este cazul cu peștii, la care majoritatea formelor autohtone est-asiatice nu au trăit niciodată în Europa. Fauna de prosobranhiate este și ea apropiată de cea indo-malaeză. Anostracele, incomplet studiate, cuprind specii ale genului palearctic *Chirocephalus* și ale genului *Branchinella* cu centrul de răspîndire în Australia; printre diaptomide, multe genuri sînt endemice, altele comune cu Asia sudică, puține holarctice sau eurosiberiene.

S u b r e g i u n e a m o n t a n - a s i a t i c ă cuprinde lacurile și rîurile fără scurgere din Tibet și celelalte ținuturi central-asiatice, precum și cursul superior al fluviilor ce izvorăsc din munții Asiei centrale și curg spre vest, sud și est. Subregiunea este aridă și are o faună săracă. Peștii sînt reprezentanți prin subfamilia *Schizothoracinae*, ce descinde din barbinele sud-asiatice prin numeroase specii ale genului de cobitide *Noemacheilus*, ce se înrudesc mai ales cu speciile est-asiatice ale aceluiași gen și prin *Glyptosternum* din familia indo-malaeză *Sisoridae*. Pești cu afinități holarctice sînt extrem de puțini. Moluște de apă dulce sînt puține și nesemnificative din punct de vedere zoogeografic; diaptomidele și anostracele au afinități palearctice.

S u b r e g i u n e a v e s t - a s i a t i c ă cuprinde bazinul Tigrului și Eufratului, rîurile din R.A. Siria, Liban, Israel, Peninsula Arabică, Iran (afară de bazinul caspic), Afganistan, R.S.S. Turkmenă și o bună parte din Pakistanul de Vest. Este tot o regiune aridă, avînd o faună acvatică săracă. Ihtiofauna este reprezentată îndeosebi prin ciprinide din subfamilia *Barbinae* de origine indo-malaeză; genul *Barbus*, care este răspîndit și în cea mai mare parte a Europei, are origine tot vest-asiatică. Reprezentanții celorlalte familii de pești au de asemenea afinități mai mult indo-malaeze; există însă și cîteva genuri de leuciscine, precum și cobitide din genurile *Cobitis* și *Sabanejewia*, ale căror afinități sînt europene. Nevertebratele acvatice, atît cît se cunosc (lamelibranhiatele — F. H a a s (1955), crabii (subgenul *Potamon* s.str.), anostracele, diaptomidele etc.), arată, spre deosebire de pești, legături mai degrabă cu fauna europeană, respectiv holarctică. Fauna acvatică hipogee, desigur foarte bogată, este aproape complet nestudiată.

Regiunea etiopiană cuprinde Africa, afară de partea nord-vestică, R.A.U., a cărei faună terestră este holarctică, are o faună dulcicolă categoric etiopiană, îndeosebi în ceea ce privește peștii.

Ihtiofauna cuprinde 13 familii endemice, dintre care 7 arhaice (3 dintre ele aparțin osteoglosomorfelor), 3 de siluriforme și 3 de caracoidei; comune cu America de Sud sînt caracidele, potamotrigonidele, lepidosirenidele, ciclidele și ciprinodontidele (acestea sînt mai larg răspîndite, ajungînd pînă în Europa, Asia vestică și America de Nord). Cîteva familii sînt comune cu regiunea orientală, între care ciprinidele, reprezentate prin puține genuri, dar foarte multe specii; majoritatea acestor familii orientale

au pătruns în Africa abia în pliocen sau la sfîrşitul miocenului. Tocmai pătrunderea recentă a ciprinidelor şi relativa raritate a celorlalţi ostariofizi (caracoidei, siluriforme) au permis supravieţuirea osteoglosomorfelor şi a celorlalte familii arhaice de peşti. Peştii de origine marină sînt puţin numeroşi; singure clupeidele sînt reprezentate printr-o serie de genuri derivate endemice în vestul continentului. În sudul Africii trăieşte şi o specie endemică de galaxiid.

Racii de apă dulce lipsesc; în schimb sînt bine reprezentaţi crabii (genuri înrudite cu cele indo-malaeze) şi crevetele din familia *Atyidae* (5 genuri endemice, dintre care 3 în Tanganyika; alt gen comun cu Asia sudică — H. Balss, 1957). În sudul Africii se întîlneşte subordinul gondwanian de izopode dulcicole *Phreatoicoidea*, comun cu India, Australia şi Noua Zeelandă. Lamelibranhiatele sînt reprezentate în primul rînd prin cîteva subfamilii endemice de *Mutelidae*, familie comună continentelor sudice; dar subfamiliile africane au lăsat fosile în Europa (H. Modell, 1964), ceea ce indică originea lor nordică. Unionidele sînt de asemenea reprezentate prin genuri înrudite cu cele sud-asiatice şi cu forme fosile eurasiatice. Dintre sincaride, există genul relativ larg răspîndit *Parabathynella*, iar în bazinul fluviului Congo genul endemic monotipic *Thermobathynella*. Dintre prosobranhiate, cea mai bogată familie este aceea a tiaridelor, reprezentată prin numeroase genuri endemice, mai ales în Tanganyika; viviparidele şi valvatidele de origine holarctică sînt slab reprezentate, de asemenea amnicolidele.

Anostracele, foarte puţin studiate, sînt reprezentate mai ales prin specii ale genurilor larg răspîndite *Streptocephalus* şi *Branchiopodopsis*, iar diaptomidele prin *Thermodiaptomus* endemic şi prin genuri comune cu regiunea orientală.

Regiunea madagasică cuprinde insula Madagascar şi cîteva insule vecine. Ihtiofauna este foarte săracă. Peştii primar-dulcicoli lipsesc, dintre cei secundar-dulcicoli există ciclide (genul *Paratilapia* comun cu Africa şi două genuri endemice: *Ptychochromis*, înrudit cu genurile africane, şi *Paretroplus*, diferit de cele africane şi înrudit cu singurul gen indian al familiei) şi ciprinodontide, provenite probabil din Africa. Tot aici se mai întîlnesc trei genuri derivate endemice de aterinide şi unul de siluriforme; restul ihtiofaunei constă din specii complementare (după J. Pellegrin (1933), 13 specii s-ar întîlni numai în apele dulci) şi îndeosebi sporadice, eurihaline.

Există un gen endemic de raci din familia gondwaniană *Parastacidae*, *Astacoides*; crabii de apă dulce sînt reprezentaţi prin două genuri endemice şi unul comun cu Africa de sud (R. Bott, 1965); crevetele din familia *Atyidae* aparţin la două genuri larg răspîndite şi au pătruns, probabil, prin mare. Dintre sincaride, există 3 specii de *Parabathynella*, gen răspîndit şi în Eurasia, Africa şi America de Sud. Moluştele de apă dulce au afinităţi africane; diaptomidele sînt reprezentate prin *Paradiaptomus*, comun cu Africa şi India.

Singurul element gondwanian, care indică legături directe cu alte continente sudice, în sens wegenerian, este *Astacoides*.

Regiunea neutropicală, cuprinzînd America de Sud, are cea mai bogată ihtiofaună din lume; 31 de familii sînt endemice, aparţinînd toate ostariofizilor. În afară de aceste familii endemice, există puţini peşti primar-dulcicoli: osteoglosida şi nandide comune continentelor sudice tropicale, caracide, lepidosirenide şi potamotrigonide comune cu Africa. Peştii secundar-dulcicoli sînt reprezentaţi prin ciprinodontiformele de origine probabil central-americană şi ciclidele comune cu Africa, Madagascar şi India. Peşti de origine marină sînt puţin numeroşi; cei mai mulţi însă se află în sudul rece al continentului, unde se întîlnesc familiile circumantarctice *Petromyzonidae*, *Galaxiidae* şi *Aplochitonidae*, precum şi două genuri derivate endemice de *Serranidae*.

Familia gondwaniană de raci *Parastacidae* este reprezentată prin genul *Parastacus*, răspîndit în jumătatea sudică a continentului. Există numeroşi crabi de apă dulce, aparţinînd unor subfamilii diferite de cele din Lumea veche, şi crevete de apă dulce. Endemic în jumătatea sudică a continentului, pe ambii versanţi, este genul derivat *Aeglea*, aparţinînd unei familii marine. Majoritatea amfipodelor, aparţin familiei *Hyalellidae*, comună cu sudul Africii, Australia şi Noua Zeelandă. Sincaridele sînt bine reprezentate (W. N o o d t, 1964): ordinul *Stygocaridacea* este prezent în sudul continentului (s-a găsit recent şi în Noua Zeelandă), unde există şi trei reprezentanţi ai familiei bipolare *Bathynellidae*; familia *Leptobathynellidae* este endemică, întîlnindu-se atît în părţile tropicale, cît şi în cele reci ale continentului şi se cunosc şi 4 specii aparţinînd genului *Parabathynella* din familia competitivă *Parabathynellidae*.

Lamelibranhiatele unionacee sînt reprezentate prin 6 subfamilii endemice de mutelide, familie comună continentelor sudice, şi prin subfamilia endemică *Hyriinae* dintre unionide; toate aceste 7 subfamlii se cunosc în stare fosilă din America de Nord, deci au origine nordică. Familia de gasteropode *Chilinidae* este endemică.

Anostracele sînt reprezentate prin *Branchinecta* comun cu regiunea holarctică şi prin două genuri endemice, iar diaptomidele numai prin genuri endemice.

Regiunea australiană cuprinde Australia, Tasmania, Noua Guinee şi insulele platformei continentale respective. Endemice sînt trei familii de peşti dulcicoli, dintre care ceratodidele (o singură specie actuală) indică legături cu restul continentelor (familia a pătruns probabil în trias), iar celelalte două s-au format în Australia; dintre acestea, melanoteniidele sînt bogate în specii, iar gadopsidele conţin una singură. Restul peştilor dulcicoli aparţin unor familii marine, dintre care majoritatea sînt tropicale, iar 4 de climă rece (petromizonide, galaxiidele, aplochitonidele cu răspîndire circumantarctică, retropinatidele comune cu Noua Zeelandă).

Bine reprezentată este familia gondwaniană de raci de apă dulce *Parastacidae* (9 genuri endemice în regiune). Crabii de apă dulce, prezenţi doar în nordul regiunii, şi crevetele din familia *Atyidae* au pătruns relativ recent din mare. Răspîndire gondwaniană au şi familia *Hyalellidae* dintre amfipode şi subordinul *Phreatoicoidea* dintre izopode. Fauna de sincaride a Australiei diferă mult de cea a celorlalte continente, constînd din ordinul arhaic *Anaspidacea*. Lamelibranhiatele unionacee sînt reprezentate prin două subfamilii endemice de mutelide, o subfamilie de unionide comună cu Noua Zeelandă (*Hyridellinae*) şi margaritiferidele larg răspîndite, (H. Modell, 1964); după Modell, datele paleontologice ar indica o origine nordică, şi nu una gondwaniană a faunei australiene de lamelibranhiate. Gasteropodele sînt reprezentate prin familii larg răspîndite dintre care cel puţin unele par pătrunse relativ recent din sudul Asiei.

Anostracele, proprii apelor temporare, constituie singurul grup de animale dulcicole bine reprezentat în Australia; endemice sînt 19 din cele circa 25 de specii ale genului *Branchinella* şi genul *Parartemia* cu 7 specii (F. Linder, 1941). Diaptomidele există numai în nordul continentului, unde sînt reprezentate prin 2 genuri larg răspîndite; în schimb, sînt bine reprezentate alte grupe de calanoide dulcicole, în primul rînd familia *Boeckellidae*.

Regiunea neozeelandeză cuprinde Noua Zeelandă şi micile insule vecine. Ihtiofauna constă numai din peşti de origine marină, aparţinînd celor 3 familii sudice circumantarctice (*Petromyzonidae, Galaxiidae, Aplochitonidae*) şi unor familii tropicale (*Eleotridae, Anguillidae, Pleuronectidae*); familia monotipică *Cheimarrhichthyidae*, endemică în apele dulci ale Noii Zeelande, provin dintr-un strămoş marin. Dintre crustaceele decapode, există parastacide reprezentate printr-un gen endemic (*Paranephrops*); crabii şi crevetele de apă dulce lipsesc. Bine reprezentate sînt amfipodele (genul *Chiltonia* aparţinînd familiei *Hyalellidae*, comună cu America de Sud, sudul Africii şi Australia şi alte cîteva genuri) şi izopodele din subordinul gondwanian *Phreatoicoidea*. Anostracele şi diaptomidele lipsesc; boeckelidele sînt bine reprezentate. Lamelibranhiatele unionacee sînt reprezentate prin subfamilia *Hyridellinae* dintre unionide, comună cu Australia; s-au găsit fosile şi din subfamilia australiană *Velesunioninae* dintre mutelide. Endemică este familia de gasteropode pulmonate *Latriidae*. Înrudiri surprinzătoare între fauna dulcicolă a Noii Zeelande şi cea a Europei vădeşte singura familie de aranee de apă dulce *Argyronetidae*: din cele 5 genuri, unul singur, monotipic, este palearctic, 3 (cuprinzînd 7 specii) trăiesc în Noua Zeelandă şi insulele vecine, iar al cincilea are o specie în Caşmir şi alta în Noua Zeelandă. Recent s-au găsit în Noua Zeelandă şi sincarine: stigocaridacee, batinelide şi parabatinelide.

Regiunea indo-vest-pacifică cuprinde insulele Indoneziei estice — Sulawesi (= Celebes), Timor etc. — şi cele ale Polineziei pînă în Tahiti, Marchize şi Hawaii. În Sulawesi există o familie endemică de peşti secundar-dulcicoli (*Adrianichthydae*) ; i o serie de genuri dulcicole derivate, apoi două genuri endemice de gasteropode ; în restul regiunii numai peşti dulcicoli diadromi, complementari şi sporadici. Există crevete dulcicole (*Atyidae*, *Palaemonidae*) răspîndite pe cale marină, iar restul faunei dulcicole este de origine marină sau are posibilităţi de răspîndire pasivă.

Principles and Problems of Zoogeography

ABSTRACT

Zoogeography is mainly a biological science. One distinguishes three main branches of zoogeography, corresponding to successive stages in the development of this science: descriptive, comparative and causal (explicative) zoogeography. Within each of these stages, there are two trends: a taxonomical one, beginning with chorology (study of species ranges) and leading to analytical zoogeography (reconstruction of evolution and dispersal of higher taxa) and a geographical one, beginning with faunal lists and leading to synthetical zoogeography — reconstruction of the formation and evolution of whole faunas.

Phylletic taxonomy is the main basis of zoogeography; modifications of systematics leads to drastic reevaluation of zoogeographic interpretations. Palaeontology is considered by many authors as indispensable to the reconstruction of dispersal of taxa in time; yet it gives complete information only about mammals; for other classes of animals the fossil record is incomplete, while the dispersal of the taxa from which no fossils are known must be explained without the help of palaeontology. Palaeogeography is an indispensable auxiliary to zoogeography; the zoogeographer is interested not only in past distribution of land and sea, but also in many other details such as stream captures, age of lakes, of orogenic movements, past volcanism and palaeoclimatology. The relations between ecology and zoogeography are rather well known; the author insists upon the ecological characters common to all species belonging to a higher taxon and to ecological diversification within some taxa. The problems and scope of phytogeography and zoogeography are almost the same; the main differences between them are the much greater importance of representative species for zoogeography and the fact that it works especially with species and higher taxa and phytogeography also with plant associations.

The author adopts the point of view of Rensch, Mayr, etc., that in bisexual animals (practically the only which interest zoogeography) there is no other possibility of speciation than geographical isolation.

The ranges of closely related species are therefore totally, or almost totally, representative; the sympatric occurrence of closely related species is secondary. For most representative species and even for many representative genera one can accept that they originated through geographical isolation, by the splitting of the range of their ancestors. But in other cases, especially in families, the ranges became representative subsequently, one taxon (the most competitive) having replaced the other; a classical example is that of Agamidae and Iguanidae (Fig. 9).

One often speaks about *centers of evolution and dispersal* of speciose higher taxa. Yet speciation being geographical, it implies the formation of barriers which cannot take place in too small territories. The "centers of evolution" are actually large areas, often whole continents, in which barriers appeared and disappeared periodically, favouring repeated geographical speciation, followed by the overlap of the ranges of formerly representative species. An active speciation within a taxon always implies the overlap of the ranges of first differentiated species, this overlap alone giving the species the possibility to get wider ranges and then to speciate again.

There are two categories of "speciation centers": 1. Rather well isolated areas, such as many islands, containing a high number of endemic species, not related to one another and whose closer relatives live usually in the neighbouring mainland. 2. Restricted areas containing a high number of closely related species ("flocks" of species) which most probably originated through repeated colonization by successive waves of immigrants from adjacent areas.

Chapter III deals with ranges of species and higher taxa. In tracing the boundaries of a species range, according to the available list of localities, a series of facts must be considered: for freshwater animals the relations of range boundaries and river drainages, in that of terrestrial animals, especially the altitudes and plant associations, etc. A difficult problem is that of the areas in which the species was not recorded, but which are situated between localities in which the species occurs; in many cases, one is justified to include also these areas within the range. In some cases (illustrated in figures 11 and 13), one is justified to include in the range of a species even localities situated beyond those in which the species was recorded.

Willis' statement that older species have wider ranges than recent ones cannot by far be generalized; the wideness of the range depends rather on the possibilities of dispersal than on the age. The ranges are usually wider in marine than in terrestrial and especially than in freshwater animals; hypogeous species have the smallest ranges.

A species is not uniformly distributed within its range and many species have discontinuous ranges. The discontinuity depends mainly on the discontinuity of habitat; the ranges of mountain species are usually more discontinuous than those of species inhabiting low lands. Some discontinuities are relative, a few specimens being able to disperse occasionally through the areas in which the species does not normally

occur; yet other discontinuities are absolute and the populations of these species perfectly isolated.

There are four types of distribution of the ranges of species within those of genera or higher taxa:

1) The ranges of the species are totally representative, being either adjacent (Fig. 15) or distant (Fig. 16).

2) The ranges of species are mainly representative, but either there is a partial overlap (Fig. 10), or there are, besides fully representative species a few sympatrical ones (Fig. 17) or one of the formerly representative species spread over a part of the ranges of several others (Fig. 18).

3) The ranges of some species are representative, while those of others overlap partially or even totally (Fig. 19).

4) The species are totally sympatric or at least the range of one species includes those of the others (Figs 20, 21 and 22).

The normal evolution of species ranges is from type 1 to type 4.

The barriers which limit the distribution of species are of two types: brutal (physical obstructions, such as mountain ranges, sea arms, etc.) and discrete (climatic and ecological factors). The main differences between them is that the geographical position of the first type barriers is permanent, while the discrete barriers are continuously moving north- and southwards, as the climate changes.

Both watersheds and sea arms are efficient barriers for primary freshwater animals, except for those having the possibility of passive transport through the air. The efficacy in time of these barriers depends on their age: the Atlantic Ocean was a less important barrier for freshwater animals than the narrow sea arm between the islands Bali and Lombok. Sea barriers are more stable and therefore more efficient than watersheds which are continuously moving, allowing thus a "filtration" of freshwater faunas, but not their complete fusion. Some long-lasting watersheds permit the survival of archaic freshwater faunas, like those of Western North America and West Balkans, by preventing the irruption of modern competitive taxa. Mountain ranges are efficient barriers for freshwater faunas only when coinciding with watersheds: the Carpathians represent a quite insignificant barrier, the Dinarian mountains were a more efficient barrier than the Alps, the Rocky Mountains a much more important barrier than the Alleghanies; the mountain range Jablonoi-Stanovoi was the most efficient continental barrier for freshwater animals, especially for fishes. Freshwater faunas disperse very difficultly on narrow land bridges, becoming thus depauperate in the extremities of narrow peninsulas, such as Italy and Greece.

Many cases of quite rapid expansions were recently observed, either for species introduced by man in foreign countries or for autochthonous animals. The expansions of autochthonous species are due to two causes: 1) Modification of climate. Europe, for example, becomes warmer and drier and most species which dispersed recently have a southern origin; human activity too modifies strongly the ecological conditions, favouring the dispersal of certain species, such as *Streptopelia decaocto*. 2) The

natural trend of each species to extend its range; in formerly glaciated areas, the postglacial occupation of the land is not yet achieved and is continuing.

Regression of the range is due mainly to human activity and to modification of climate.

The range of all taxa changed during the geological periods; some groups (e.g., mammals) move rapidly, others (such as freshwater mussels) more slowly. Freshwater faunas move more slowly than land faunas; the modifications of the faunas, e.g., the moving of larger taxa, were stronger in north temperate than in tropical countries and very slow in Australia, where some present taxa have a triassic age.

The discontinuities of the ranges of both species and higher taxa have two causes:

1) Geographic of climatic modifications.

2) Extinction of the taxon in a part of its range, because of the concurrence of more competitive animals.

The fourth chapter deals with faunas. The author accepts Mayr's (1965) five types of faunal origin; autochthonous adaptive radiation occurred both in centers of evolution of dominant groups and in isolated islands or small continents; continuous or repeated single origin colonization occurred mainly in islands not too distant from the mainland and in extremities of continents; multiple origin colonization in continents or countries accessible from several centers of evolution; fusion of two faunas cannot easily be distinguished from double-origin colonization, while successive adaptation to specialized habitat is rather a variant of continuous single-origin colonization.

There are several possibilities to determine approximately the ancientness of the species in different faunas, even when there is no fossil record. The original fatherland of a species corresponds to its present range in the case of neo-endemisms, especially of species belonging to "circles" of representative species; some monotypic specialized, (e.g. cave-dwelling) genera too are neo-endemisms and many of them originated in their present range.

The distinctive elements between two faunas can be classified as follows: 1. Having a representative ("vikariant") related species in the second fauna. 2. Having no representative related species in the second fauna: a) closely related to a species occurring in both faunas and having originated from this through double colonization; b) having formerly occurred (or having been represented by a related form) in the second fauna; c) having never lived in the second fauna.

Almost each local fauna contains several faunistic elements. In classifying these elements, one can consider the origin, the age or the range of the species, of the genera or of the higher taxa to which these belong. Th. Arldt (1907, 1938) distinguished several "strata" in the fauna of each zoogeographical region, according to the probable origin of the remote ancestors of the present species; he considered especially the origin of the family. P. Bănărescu (1960) recognized several "elements" within the fish-fauna of Europe, considering especially the origin of the genera;

the "faunistic complexes" distinguished by Soviet authors (B. K. Stegman, G.V. Nikolski) are based mainly on the origin and ecology of the species, while G. de Lattin (1956, 1967)'s circles of faunistic elements are based mainly on the postglacial dispersal of species.

There are two trends in the regional zoogeography : a "regionalist" one, which tries to delimitate zoogeographic realms, regions and provinces separated by sharp frontiers and a "faunistic" or "genetic" one which tries to group together the animals having the same origin and distribution pattern, maps their probable fatherland and the present range of these faunistic "complexes" or "circles", without delimiting the territory. There is a great difference between terms such as "Holarctic Region" and "Holarctic fauna"; the region is bordered by rigid lines separating it from other regons, while the species belonging to the Holarctic fauna can extend far beyond the "official" limits of this Region, co-existing in many countries with elements belonging to the Oriental, Ethiopian or Neotropical fauna.

The main scope of zoogeography being the reconstruction of the dispersal of animal species and taxa and of the formation of present faunas, the aims of the "faunistic" trend correspond better to this scope. Delimitation of regions and provinces is rather didactic; yet this delimitation too is one of the charges of zoogeography. A right regional zoogeographic delimitation must take into consideration only the present distribution of taxa; the most adequate method for such a delimitation is the statistical one proposed by Sv. Ekman (1940). It is suggestive that the faunistic districts for Palaearctic steppic and desertic faunas recognized by Ekman with the help of his statistical method correspond almost perfectly with the centers of distribution of the "circles" of faunistic eremial elements according to G. de Lattin (1956, 1967) (Table 1).

The author lists the main regions of the terrestrial and marine faunas, mentioning their main features as well as the principal stages in their evolution. He points out the rather strong differences in the mammalian fauna of the Oriental and of the Ethiopian regions. He accepts, according to Reinig and de Lattin, separate subdivisions for the arboreal and the eremial (steppic and desertic) fauna of the Holarctic Region.

A special chapter is devoted to the rôle of Selection and Competition in the evolution of the present distributional pattern of animals. The author agrees with Darlington (1957) that within each large group of animals (mainly within classes) there are competitive and dominant groups, which dispersed radially from "distribution centers", and eliminate the older groups almost completely, except in peripheral areas. The placental mammals replaced marsupials and monotrems in all continents, except Australia and partially South America; North American placentals eliminated several South American families; the agamids eliminated the leguanas from Africa, South Asia, Australia, etc.; several archaic groups of insects and other invertebrates, formerly widely distributed survive only in cold South America, New Zealand and Australia; among freshwater fishes, dominant Ostariophysi replaced almost completely the older Osteo-

glossomorpha, and other groups, a few representatives of these surviving in South Asia and especially in Africa and North America; peripheral freshwater fishes live in all continents and islands, but are abundant only in areas in which the more competitive primary freshwater fishes do not live or are rare (Australia, Pacific islands, lesser Sonda islands, West Indies, southern South America, Siberia, Alaska and northern Canada); the archaic Syncarida survive in surface fresh waters only in Australia; in other continents they live only in underground waters and even in these waters the more primitive Bathynellidae were replaced in the tropics by the more competitive Parabathynellidae.

Some faunas proved more competitive than others: the terrestrial North American one than the South American, the eastern North American freshwater fauna than the western North American, etc. The author considers that South Asia (and not the whole tropical zone of the Old World, as believed by Darlington) was, at least during the Tertiary, the main center of evolution and dispersal of dominant groups of terrestrial and freshwater animals. From South Asia the groups dispersed southwards to Australia and especially northwards to temperate Asia and from here to Europe, to Africa, to North and (indirectly) to South America (Fig. 35). Gondwanaland seems to have been a similar center in Mesozoic times. There are also some secondary centers of evolution and dispersal: North America for freshwater mussels, South America for some groups of freshwater fishes, etc. Archaic groups survive especially in Australia, New Zealand, Madagascar, then in South America and, to a certain degree, in Africa too. Bipolar distribution is often a consequence of the elimination of older groups (such as lampreys) in the tropics. Curiously enough, several archaic marine animals survived not in peripheral regions (like terrestrial and freshwater ones), but in the Indo-West Pacific area, which is the main center of dispersal of dominant and competitive groups of marine animals.

Five palaeogeographical theories are discussed in a special chapter. Rosa's theory of Hologenesis proved completely wrong; yet it is meritorious for having pointed out an important fact: very many groups had formerly a wider range than the present one; the only groups whose range is presently expansive are the dominant ones and these are very few: e.g., from 81 present families of terrestrial placental mammals (bats not included) only six are presently in an expansive phase.

Another wrong theory, that of pendulation of poles, pointed out a further important fact: that South Asia and northern South America had almost always a favourable equatorial climate.

The present distribution of animals can be explained by land bridges, by the permanence of continents and oceans and by continental drift as well. The problem of the evolution of continents and oceans will receive a definitive solution from geophysics. Most zoogeographical facts can receive different solutions; yet there are a few ones which give stronger arguments in favour of continental drift and are more difficult to explain

by dispersal through the north: the affinities of freshwater fish faunas of South America and Africa (see G.S. Myers, 1966), the poverty of the fauna of Australia (this continent lies presently in the vicinity of South Asia, from where most dominant and competitive groups are radiating; but according to Wegener, Australia was until recently much more distant from Asia), etc.

There are presently strong geophysical arguments in favour of continental drift which seems to be almost proved. But that does not mean that all taxa distributed in southern continents dispersed during the old times when these continents were in direct contact; among the southern groups of animals, some may be gondwanian, but very many were formerly distributed in northern continents too. Continental drift occurred mainly in mesozoic times and it is normal that present distribution of animals was influenced mainly by coenozoic events.

In trying to reconstruct the dispersal of animal groups in time, zoogeography must use firstly palaeontological data (when available), then phyletic taxonomy; the method of the "closest related sister-group" deserves special attention. Following facts must always be taken into consideration:

1. Speciation is geographical, but an active process of speciation implies secondary overlap or even total superposition of the ranges of the first differentiated species; the genera which evolved in the same large area become soon sympatric and these areas become "centers of evolution and dispersal" of a larger taxon (family, etc.).

2. Due to their different possibilities of dispersal, some of the species and genera evolved in such "centers" disperse in adjacent areas, others remain confined to the centers of evolution.

3. Evolution means not only speciation and dispersal, but also extinction of many taxa, completely or only in some areas of their ranges. Most difficulties in explaining the dispersal of taxa are due to extinctions.

4. Competition between taxa is always present; when studying the distribution of a group, one must always know if this group is more or less competitive than other groups.

5. The assumption that the most primitive populations within a species and the most primitive species within a higher group live in the center of dispersal is by far not general; very often the evolution is stronger in the center.

The author tries to reconstruct the dispersal of three subfamilies of minnows (Cyprinidae); in two of these subfamilies, the greatest number of species do not live in the center of evolution; in all three subfamilies, there are more basic groups in the center of evolution and dispersal than in the areas occupied later.

The last chapter is devoted to zoogeography of freshwater animals. It is not always easy to distinguish between freshwater, terrestrial and marine animals, especially for euryhalin ones and for those living in very

humid environments (many of these are amphibious). Although the insects of terrestrial origin are the most numerous among freshwater animals, they are less significant for freshwater zoogeography than primary aquatic animals, such as fishes, mussels, prosobranchiate snails and higher crustaceans.

The author accepts the categories to which G. S. Myers ascribed the freshwater fishes, although the position of certain families is uncertain. The vicarious freshwater fishes (genera and species strictly confined to fresh waters but belonging to primary marine families) have a continental distribution pattern, like primary freshwater fishes, while secondary freshwater fishes, especially cyprinodonts, often have a more peripheral distribution, e. g., reached many countries by marine route. The most important genera of vicarious freshwater fishes are listed (p. 205—206). Primary freshwater fishes evolved from vicarious ones, secondary freshwater fishes from complementary ones.

An attempt is made to ascribe also the groups of freshwater invertebrates of aquatic origin to the same categories as fishes. E. g. crayfishes, Syncarida, diaptomid copepoda, all Phyllopoda, Asellidae, Phreatoicoidea, freshwater mussels, valvatid and viviparid snails are considered primary freshwater animals; freshwater crabs and prawns, hydrobiid and thiarid snails, etc. are secondary freshwater animals, while many genera of amphipods, of neritid snails (*Theodoxus*), etc. have a more recent marine origin and can be ascribed to vicarious freshwater animals.

In the problem of marine relicts in freshwaters, the author accepts Segerstrale's view on the Arctic (respectively Baltic) relicts and Mordukhai-Boltovskoi's one on the Caspian relicts in the Black Sea; representatives of primary, secondary and even vicarious freshwater animals (such as minnows, loaches, melanopsid snails, *Theodoxus*) cannot be included within marine relicts. Some hypogeous animals (especially Peracarid crustaceans) from Central and South-East Europe and from Middle Asia may be relicts from Tertiary (even lower Tertiary) seas.

Old and wide lakes received their whole fauna by continental route; their faunal richness is due especially to repeated invasions from adjacent river nets and to survival of representatives of older faunas, now extincted in other areas. Intralacustrine speciation is probable and may have often occurred through geographical isolation (e. g., through discontinuity of biotopes within the lake).

The author disagrees with G. de Lattin that riverine and lacustrine animals represent the two main biochores of freshwater animals; he distinguishes a main freshwater biochore, that of animals whose ranges correspond more or less to that of river drainages (fishes, most molluscs, Malacostraca, etc.) and a second biochore, that of animals living in temporary pools (mainly Anostraca, Conchostraca and diaptomid Copepods) whose range depends mainly on climatic conditions. This second freshwater

biochore corresponds to a certain degree to the eremial biochore of the terrestrial fauna.

The zoogeographical regions for freshwater animals (especially fishes) agree in general to those for terrestrial animals, but there are some differences (compare Fig. 40 to Fig. 29), e. g. East-, High- and especially West-Asia belong, in respect to their freshwater fish faunas rather to the Oriental than to the Holarctic region ; lesser Sunda isles and Polynesia represent an Indo-West Pacific freshwater region, whose fauna consists almost exclusively of marine derivatives.

BIBLIOGRAFIE

ARLDT TH., 1907, 1938, *Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt*, ed. 1 şi 2, Edit. Gebr. Borntraeger, Berlin.

— 1917—1922, *Handbuch der Paläogeographie*, Leipzig, vol. 1 şi 2.

AUTRUM H., *Hirudinea. Geographische Verbreitung*, in BRONN, *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, vol. 4, diviziunea III, fasc. 4, p. 498—520.

BALSS H., 1957, *Decapoda. Geographische Verbreitung*, in BRONN, *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, vol. 5, diviziunea I, fasc. 7, p. 1673—1770.

BACESCO M., 1940, *Les Mysidacés des eaux roumaines*, Ann. Sci. Univ. Jassy, Secţia II, vol. 26, p. 453—804.

BĂCESCU M., 1951, *Cumacea*, Fauna R.P.R., vol. 4, fasc. 1.

— 1954, *Mysidacea*, Fauna R.P.R., vol. 4, fasc. 3.

— 1966, *Die kaspische Fauna im ponto-asowschen Becken und in anderen Gewässern*, Kiel. Meeresforsch., vol. 22, nr. 2, p. 176—188.

BĂNĂRESCU P., 1957, *Analiza zoogeografică a faunei ihtiologice a R. P. Române*, Probl. geogr., vol. 5, p. 199—215.

— 1960, *Einige Fragen zur Herkunft und Verbreitung der Süßwasserfischfauna der europäisch-mediterranen Unterregion*, Arch. f. Hydrobiol., vol. 57, nr. 1/2, p. 16—134.

— 1964, *Pisces Osteichthyes*, Fauna R.P.R., vol. 13.

— 1965, *Versuch einer prinzipiellen Klassifikation der Unterschiedselemente zweier Faunen*, Rev. Roum. Biol., Zool., vol. 10, nr. 6, p. 413—420.

— 1966, *Intraspecific Variation, Subspeciation and Speciation in Roumanian Fresh-water Fishes*, Zeitschr. zool. Syst. Evolutionsforschung, vol. 4, nr. 3/4, p. 378—396.

— 1967, *Die zoogeographische Stellung der Fauna der unteren Donau*, Hidrobiologia, vol. 8, p. 151—162.

— 1968, *Recent Advances in Teleost Taxonomy and their implications on Freshwater Zoogeography*, Rev. Roum. Biol., Zool., vol. 13, nr. 3, p. 153—160.

BĂNĂRESCU P., NALBANT T., 1965, *Studies on the Systematics of Gobioinae (Pisces, Cyprinidae)*, Rev. Roum. Biol., Zool., vol. 10, nr. 4, p. 219—229.

BEAUFORT L. F. de, 1951, *Zoogeography of the Land and Inland Waters*, Sidwick & Jackson, Londra.

BERG L. S., 1912, *Über die Zusammensetzung und Herkunft der Fischfauna des Amur Flusses mit Bezug auf die Frage von den zoogeographischen Regionen für die Süßwasserfische*, Zool. Jahrb., System., vol. 32, p. 457—521.

— 1932, *Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas*, Zoogeographica, vol. 1, nr. 2, p. 107—208.

— 1933, *Die bipolare Verbreitung der Organismen und die Eiszeit*, Zoogeographica, vol. 1, nr. 4, p. 449—484.

— 1935, *Rezente Klimaschwankungen und ihr Einfluß auf die geographische Verbreitung der Seefische*, Zoogeographica, vol. 3, nr. 1, p. 1—15.

— 1948—1949, *Ryby presnych vod S.S.S.R. i sopredelnych stran*, vol. 1—3, Moscova — Leningrad.

BERNARDI G., 1964, *Endémisme et catégories taxonomiques modernes*, C. R. Soc. Biogéogr., nr. 360, p. 115—129.

BIRSTEIN J. A., LJOVUSCHKIN S. I., 1965, *Faune des eaux souterraines saumâtres de l'Asie Centrale*, Intern. J. Speleol., vol. 1, nr. 3, p. 307–320.
BOBRINSKI N. A., 1953, *Zoogeografia*, Edit. agrosilvică, București.
BOTNARIUC N., 1948, *Considérations sur l'importance biogéographique de la faune des eaux périodiques de la Plaine Roumaine*, Bull. Sect. Sci. Acad. R. P. Roum., vol. 30, nr. 9, p. 570–577.
BOTNARIUC N., 1967, *Principii de biologie generală*, Edit. Academiei, București.
BOTNARIUC N., ORGHIDAN T., 1953, *Phyllopoda*, Fauna R.P.R., vol. 4, nr. 2.
BOTT R., 1965, *Die Süßwasserkrabben von Madagaskar*, Bull. Mus. nat. Hist., Paris, Seria 2, vol. 37, nr. 2, p. 335–350.
— 1967, *Potamidae (Crustacea Decapoda) aus Afghanistan, Westasien und dem Mittelmeerraum (Eine Revision der Untergattung Potamon s. str.)*, Vidensk. Meddelelser Dansk. naturhist., Forening, vol. 130, p. 7–43.
BRTEK J., 1966, *Einige Notizen zur Taxonomie der Familie Chirocephalidae*, Annot. Zool. Botan., Bratislava, vol. 33, p. 1–42.
BRUNEAU-de-MIRÉ PH., 1964, *Essai d'Interprétation de la Variation géographique et la Spéciation chez les Nebria orophiles du Nord-Ouest de la Péninsule Ibérique*, Rev. franç. Entomol., vol. 31, nr. 1, p. 18–35.
CHAPPUIS P. A., 1927, *Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer*, Stuttgart.
— 1953, *Sur certaines reliques marines dans les eaux souterraines*, I Congr. intern. Spéléol., vol. 3, p. 47–53.
CHAPPUIS P. A., DELAMARRE-DEBOUTTEVILLE CL., 1959, *Un Microcerberinae nouveau de Roumanie*, Vie et Milieu, vol. 9, nr. 3, p. 325–333.
CODREANU R., 1950, *O nouă tricladă relictă din defileul Dunării : Palaeodendrocoelum romanodanubialis n. g. n. sp.*, Anal. Acad. R.P.R., Secția geol.-biol., vol. 3, nr. XVI, p. 1–42.
— 1956, *Răspîndirea unei Planarii polifaringiene (Crenobia alpina montenegrina Mrazek, 1903) în Carpații Sudici*, Anal. Inst. cerc. pisc., Seria nouă, vol. 1, p. 385–399.
— 1961 a, *Crustacei paraziți cu afinități indo-pacifice în Marea Neagră*, Hidrobiologia, vol. 3, p. 133–146.
— 1961 b, *Sur le peuplement en Triclades et Asellides d'eau douce de quelques îles méditerranéennes*, in : *Le peuplement des îles méditerranéennes et le problème de l'insularité*, Colloques intern. C.N.R.S., Paris, p. 163–179.
COUTURIER M. A., 1938, *Le Chamois*, P. Arthaud, Grenoble, vol. 1–2.
CREDNER R., 1887, *Die Reliktenseen. Eine physisch-geographische Monographie*, Petermann's Mitt., Ergänzungsheft, nr. 86.
DAHL FR., 1921–1922, *Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie*, Ed. G. Fischer, Jena, vol. 1–2.
— 1925, *Tiergeographie*, in KENDE, *Enzyklopedie der Erdkunde*, Leipzig – Viena.
DARLINGTON PH. JR., 1952, *Living Invertebrates and Mesosoic South America*, Bull. amer. Mus. nat. Hist., Paris, vol. 99, nr. 3, p. 213–216.
— 1957, *Zoogeography*, The Geographical Distribution of Animals, Ed. Wiley & Sons, New York – Londra.
— 1959, *Area, Climate and Evolution*, Evolution, vol. 13, nr. 4, p. 488–510.
— 1964, *Drifting continents and late Paleozoic geography*, Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 52, p. 1084–1091.
— 1965, *Biogeography of the Southern End of the World*, Harvard (Massachusetts), Harvard Univ. Press.
DERZHAVIN A. N., 1925, *Materials on the Ponto-Azoph Carcinofauna*, Russ. Hydrobiol. Zeitschr., vol. 4, nr. 1–2.
DUNN E. R., 1922, *A suggestion to zoogeographers*, Science, vol. 56, p. 336–338.
DU TOIT A.L., 1937, *Our wandering continents : an hypothesis of continental drift*, Oliver & Boyd, Edinburgh.
EIGENMANN C. H., 1920, *South America west of the Maracaibo, Orinoco, Amazon and Titicaca Basins and the horizontal Distribution of its Freshwater Fishes*, Indiana Univ. Stud., vol. 7, p. 1–24.

EKMAN SV., 1913–1920, *Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer, I–VII*, Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., vol. 5, p. 540–550; vol. 6, 335–372, 493–517; vol. 8, p. 321–337, 477–528, 543–589.
— 1915, *Verschläge und Erörterungen zur Reliktenfrage in der Hydrobiologie*, Ark. f. Zool., vol. 9, nr. 17, p. 1–35.
— 1916, *Systematische und tiergeographische Bemerkungen über einige glazial-marine Relikte des Kaspischen Meeres*, Zool. Anz., vol. 47, p. 258–269.
— 1927, *Die Methodik der Tiergeographie des Süßwassers*, în ABDERHALDEN, *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*, vol. 9, partea a 2-a, fasc. 2, p. 1209–1248.
— 1934, *Indo-Westpazifik und Atlanto-Ostpazific, eine tiergeographische Studie*, Zoogeographica, vol. 2, nr. 3, p. 320–374.
— 1935, *Tiergeographie des Meeres*, Akad. Verlagsgesellschaft, Leipzig.
— 1940, *Begründung einer statistischen Methode in der regionalen Tiergeographie nebst einer Analyse der paläarktischen Steppen- und Wüstenfauna*, Nova Acta Reg. Soc. Sci. Uppsal., Seria 4, vol. 12, nr. 2, p. 1–117.
FUHN I., 1960, *Amphibia*, Fauna R.P.R., vol. 14, fasc. 1.
FUHN I., VANCEA ST., 1961, *Reptilia*, Fauna R.P.R., vol. 14, fasc. 2.
FURON R., 1941, *La Paléogéographie*, Edit. Payot, Paris.
— 1958, *Causes de la Répartition des êtres vivants*, Paléogéographie, Biogéographie dynamique, Ed. Masson, Paris.
GHEPTNER V. G., 1936, *Obşciaia Zoogheografia*, Moscova.
GREENWOOD P. H., 1965, *Explosive Speciation in African Lakes*, Proc. Roy. Inst., vol. 40, nr. 124, p. 256–269.
GREENWOOD P. H., ROSEN D. E., WEITZMANN S. H., MYERS G. S., 1966, *Phyletic Studies of Teleostean Fishes with a provisional Classification of living Forms*, Bull. amer. Mus. nat. Hist., Paris, vol. 131, nr. 4, p. 341–456.
GROSSU AL., 1939, *Contribuţiuni la studiul repartiţiei geografice a moluştelor în România*, Rev. geogr. rom., vol. 2, nr. 2–3, p. 1–11.
GÜNTHER A., 1880, *An Introduction to the Study of Fishes*, Edinburgh.
HAAS F., 1955, *Bivalvia*, în BRONN, *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, vol. 3, secţia III.
HEBERER G., 1954–1959, *Die Evolution der Organismen*, Ed. G. Fischer, Stuttgart, vol. 1–2, partea a 2-a.
HEILPRIN A., 1882, *The Geographical and Geological Distribution of Animals*, Intern. Scientific Series, Londra.
HENNIG W., 1950, *Grundzüge einer Theorie der phylletischen Systematik*, Deutsche Zentralverlag, Berlin.
— 1960, *Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem*, Beitr. Entom., vol. 10, nr. 3–4, p. 221–329.
HESSE R., 1924, *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage*, Ed. G. Fischer, Jena.
HOMEI V., 1963, *Fauna piscicolă a rîului Vişău şi problema ocrotirii ei*, Ocrotirea naturii, nr. 7, p. 129–144.
HORA S. L., 1937, *Comparison of the Fish Faunas of the Northern and Southern Faces of the Great Himalayan Range*, Verh. Intern. Verein. Limnol., vol. 8, nr. 3, p. 95–107.
— 1949, *Satpura hypothesis on the distribution of Malayan Fauna and Flora to peninsular India*, Proc. Nat. Inst. Sci. India, vol. 15, p. 309–314.
HUBAULT F., 1938, *Sphaeromicola sphaeromidicola n. sp., commensal de Sphaeromides virei Valle en Istrie et considérations sur l'origine de diverses espèces cavernicoles périméditerranéennes*, Arch. Zool. Exp. Gén., Notes et Revue, vol. 80, p. 11–24.
HUBBS CL., 1957, *Distributional Pattern of Texas Fresh-water Fishes*, Southwestern Naturalist, vol. 2, nr. 2–3, p. 89–104.
HUXLEY T. H., 1868, *On the Classification and Distribution of the Alectoromorphae and Heteromorphae*, Proc. zool. Soc.
IHERING H. von, 1927, *Die Geschichte des Atlantischen Ozeans*, Ed. G. Fischer, Jena.
ILLIES J., 1965, *Entstehung und Verbreitungsgeschichte einer Wasserinsektenordnung (Plecoptera)*, Limnologica, vol. 3, nr. 1, p. 1–10.
— 1967, *Limnofauna Europaea*, Ed. G. Fischer, Stuttgart.

IREDALE T., WHITLEY G., 1938, *The fluvifaunulae of Australia*, South. Austr. Natur,. vol. 18, nr. 4, p. 64—68.

JADIN V. I., 1935 (SHADIN W. I.), *Über die ökologische und geographische Verbreitung der Süßwassermollusken in der USSR*, Zoogeographica, vol. 2, nr. 4, p. 495—554.

— 1952, *Moliusk presnych i solovatnych vod S.S.S.R.* Izd. Akad. Nauk, Moscova.

JEANNEL R., 1942, *La Genèse des Faunes terrestres*, Presses Univ., Paris.

JOLEAUD L., 1939, *Atlas de Paléogéographie*, Paris.

KOMAREK J., 1953, *Herkunft der Süßwasserendemiten der dinarischen Gebirge*, Arch. f. Hydrobiol., vol. 48, p. 269—349.

KÖPPEN W., WEGENER A., 1924, *Die Klimate der geologischen Vorzeit*, Berlin.

KOUMANS F. P., 1953, *The Fishes of the Indo-Australian Archipelago*, vol. 10, *Gobioidea*, E. J. Brill, Leiden.

KOSSWIG C., 1943, *Über Tethysrelikte in der türkischen Fauna*, C. R. ann. et Arch. Soc. Turque Sci. Phys. et Nat., vol. 10, p. 30—46.

— 1944, *Kontinentalverschiebungstheorie und Fischverbreitung*, C. R. ann. et Arch. Soc. Turque Sci. Phys. et Nat., vol. 11, p. 3—28.

— 1952, *Die Zoogeographie der türkischen Süßwasserfische*, Istanbul Univers. Fen Fak. Hidrobiol., Seria B, vol. 7, p. 85—101.

KOSSWIG C., BATTALGIL F., 1942, *Zoogeographie der türkischen Süßwasserfische*, Rev. Fac. Sci. Univ., Istanbul, Seria B, vol. 7, p. 145—165.

KOZHOV M., 1963, *Lake Baikal and its life*, E. Brill, Den Haag.

KRAUS O., 1964, *Tiergeographische Betrachtungen zur Frage einer einstigen Landverbindung über den Südatlantik*, Natur u. Museum, vol. 94, p. 496—504.

LATTIN G. de, 1957, *Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt*, Verh. dtsch. Zool. Gesell., Hamburg, p. 380—410.

— 1960, *Darwin als Klassiker der Tiergeographie*, in HEBERER u. SCHWANITZ, *Hundert Jahre Evolutionsforschung*, Stuttgart.

— 1967, *Grundriss der Zoogeographie*, Ed. G. Fischer, Stuttgart.

LINDER F., 1941, *Contributions to the morphology and taxonomy of the Branchiopoda Anostraca*, Zool. Bidr. Uppsala, vol. 20, p. 101—302.

MATTHEW W. D., 1915, *Climate and Evolution*, Ann. New York Acad. Sci., vol. 24, p. 171—318; reeditat 1939, Spec. Public., New York Acad. Sci.

MAYR E., 1942, *Systematics and the Origin of Species*, Columbia Univ. Press, New York.

— 1963, *Animal Species and Evolution*, Harvard Univ. Press, Cambridge (Massachusetts).

— 1965, *What is a fauna?*, Zool. Jahrb., System., vol. 92, p. 473—486.

MC ALLISTER D. E., 1968, *Evolution of Branchiostegals and Classification of Teleostean Fishes, living and fossil*, Bull. Nation. Mus. Canada, vol. 222, XIV + 239 p.

MC DOWALL R. M., 1964, *The affinities and derivation of the New Zealand fresh-water fish fauna*, Tuatara, vol. 12, p. 59—67.

MILLER R. R., 1966, *Geographical Distribution of Central American Freshwater Fishes*, Copeia, nr. 4, p. 773—802.

MILLOT J., 1952, *La faune malgache et le mythe gondwanien*, Mém. Inst. Sci. Madagascar, Seria A, vol. 7.

— 1953, *Le continent de Gondwana et les méthodes de raisonnement de la Biogéographie classique*, Ann. Sci. Nat., Zool., vol. 2, p. 185—219.

MODELL H., 1964, *Das natürliche System der Najaden*, Arch. Molluskenkunde, vol. 93, fasc. 3/4, p. 71—126.

MORDUCKHAI-BOLTOVKOI F. D., 1960, *Kaspiiskaia fauna v Azovo-Cernomorskom basseine*, Izd. Akad. Nauk SSSR, Moscova — Leningrad.

— 1964, *Caspian Fauna beyond the Caspian Sea*, Intern. Rev. ges. Hydrobiol., vol. 49, nr. 1, p. 139—176.

MYERS G. S., 1938, *Freshwater Fishes and West Indian Zoogeography*, Ann. Rep. Smiths. Inst. for 1937, p. 339—364.

— 1951, *Freshwater Fishes and East Indian Zoogeography*, Stanford Ichthyol. Bull., vol. 4, p. 11—21.

MYERS G. S., 1953, *Thepalaeogeographic Significance of Freshwater Fish Distribution in the Pacific*, Proc. 7-th. Pacif. Sci. Congr., vol. 4, p. 38–48.
— 1966, *Derivation of the Freshwater Fish Fauna of Central America*, Copeia, vol. 4, p. 766–773.
— 1967, *Zoogeographic Evidence of the Age of the South Atlantic Ocean*, Studies in Trop. Oceanogr., nr. 5, p. 614–621.
NICHOLS J. T., 1943, *The Freshwater Fishes of China*, Amer. Mus. of Natural History, New York.
NIKOLSKI G. V., 1951, *O metodike zoogeograficeskih issledovanii. (Biologhiceskoi metod v Zoogeografii)*, Vopr. Gheogr., vol. 24.
— 1953, *O biologhiceskoi speţifike faunisticeskih kompleksov i znacenie ih analiza dlia zoogheografii*, în *Ocerki po obşciame voprosam ihtiologhii*, p. 65–76.
NOODT W., 1964, *Natürliches System und Biogeographie der Syncarida (Crustacea Malacostraca)*, Gewässer u. Abwässer, fasc. 37/38, p. 77–186.
PELLEGRIN J., 1933, *Les Poissons des Eaux douces de Madagascar et des îles voisines. (Comores, Seychelles, Mascareignes)*, Mém. Acad. Malgache, vol. 14, p. 1–222.
RACOVIŢĂ E., 1926, *Speologia. Rostul şi însemnătatea acestei ştiinţe sintetice*, Acad. Rom., Discursuri de recepţiune, nr. LXI, p. 1–62.
RACOVITZA E., 1907, *Essai sur les problèmes biospéologiques*, Arch. de Zool. Exp. et Gén., seria a IV-a, vol. 6, p. 371–488.
— 1908, *Isopodes terrestres. Seconde série*, Arch. de Zool. Exp. et Gén., seria a IV-a, vol. 9, p. 239–415.
— 1912, *Cirolanides. Première série*, Arch. de Zool. Exp. et Gén., seria a V-a, vol. 10, p. 203–329.
— 1913, *Biospeologica. Instructions pour la conservation des biotes cavernicoles et pour la rédaction des données bionomiques nécessaires à leur étude*, Ed. des Arch. de Zool. Exp., Paris, 24 p.
REINIG W., 1937, *Die Holarktis*, Ed. G. Fischer, Jena.
RENSCH B., 1929, *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung*, Gebr. Borntraeger, Berlin.
ROSA D., 1931, *L'hologenèse*, Ed. Masson, Paris.
SCHILDER F. A., 1956, *Lehrbuch der allgemeinen Zoogeographie*, Ed. G. Fischer, Jena.
SCHMID F., BOTOŞĂNEANU L., 1966, *Le genre Himalopsyche Banks (Trichoptera, Rhyacophilidae)*, Ann. Soc. entom. Quebec, vol. 11, fasc. 2, p. 123–176.
SCHMARDA L., 1853, *Die geographische Verbreitung der Tiere*, Viena.
SCLATER P. L., 1858, *On the general Geographic Distribution of the Members of the Class Aves*, J. Linn. Soc., vol. 2, p. 130–145.
— 1874, *The Geographical Distribution of Mammals*, Manchester.
— 1875, *On the present state of our knowledge of Geographical Zoology*, Rep. 45. Meeting Brit. Assoc., Bristol.
SEGERSTRALE S. G., 1954, *The freshwater amphipods Gammaerus pulx and Gamm. lacustris in Denmark and Fennoskandia — a contribution to the late- and postglacial immigration history of the aquatic fauna of Northern Europe*, Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol., vol. 15.
— 1957, *On the immigration of glacial relicts of Northern Europe, with remarks on their prehistory*, Soc. Sci. Fenn. Comment. Biol., vol. 16.
— 1962, *The immigration and prehistory of the glacial relicts of Eurasia and North America. A survey and discution of modern views*, Intern. Rev. ges. Hydrobiol., vol. 47, p. 1–25.
SILAS E. G., 1955, *Speciation among the Freshwater Fishes of Ceylon*, Bull. nat. Inst. Sci. India, vol. 7, p. 248–259.
SIMPSON G. G., 1961, *Principles of animal taxonomy*, Columbia Univ. Press, New York.
SIMROTH H., 1907, *Die Pendulationstheorie*, Leipzig.
STEGMANN B. K., 1938, *Osnovi ornitogheograficeskogo delenia palearktiki Ptiţi*, Fauna SSSR, vol. I, fasc. 2.
— 1950, *O puteah formirovania faun i metodike ih izucenie*, Izv. Vsses. Gheogr. Obsc., vol. 82, nr. 4, p. 392–395.

STUGREN B., 1957, *Noi contribuții la problema originii faunei herpetologice din R. P. Română în lumina glaciațiunilor*, Bul. şt. Acad. R.P.R., Seria zool., vol. 9, nr. 1, p. 35–47.
STUGREN B., RĂDULESCU M., 1961, *Metode matematice în zoogeografia regională*, St. cerc. biol., Cluj, vol. 12, nr. 1, p. 8–24.
TERMIER H., TERMIER G., 1952, *Histoire Géologique de la Biosphère*, Ed. Masson, Paris.
— 1959, *Evolution et Paléogéographie*, Ed. A. Michel, Paris.
THIENEMANN A., 1950, *Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas*, Die Binnengewässer, Stuttgart, vol. 18.
UBISCH L. von, 1921, *Wegener's Kontinental-Verschiebungstheorie und die Tiergeographie*, Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, serie nouă, vol. 46.
— 1928, *Tiergeographie und Kontinentalverschiebung*, Z. Vererbungslehre, vol. 47.
VASILIU G. D., BĂNĂRESCU P., 1960, *Animalele de apă dulce şi răspîndirea lor*, Edit. ştiinţifică, Bucureşti.
VOOS K. H., 1963, *The Concept of Faunal Elements and Faunal Types*, Proc. 13-th Intern. Ornith. Congr., p. 1 104–1 108.
WALLACE A. R., 1876, *Geographical distribution of animals*, Londra.
WEGENER A., 1915, *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*, Fr. Vieweg u. Sohn, Brunswick.
WHITLEY G. P., 1947, *The Fluvifaunulae of Australia with particular reference to Freshwater Fishes in Western Australia*, West. Austr. Natur., vol. 1, nr. 3, p. 49–53.
— 1959, *The Freshwater Fishes of Australia*, în KEAST, CROCKER, CHRISTIAN, *Biogeography and Ecology in Australia*, Den Haag, p. 136–149.
WILLIAMS W. D., 1968, *Australian Freshwater Life: the Invertebrates of Australian Inland Waters*, Sun Books, Melbourne.
WILLIS J. C., 1922, *Age and Area*, Londra.
WITTMANN O., 1934, 1935, *Die biogeographischen Beziehungen der Südkontinenten*, Zoogeographica, vol. 2, nr. 2, p. 246–304; vol. 3, nr. 1, p. 27–65.



Redactor: OFELIA ROMAN
Tehnoredactor: PETRE BRUMĂ

Bun tipar 21.01.1970. Hîrtie scris I A, format 16/700 × 1000, de 80 G/m². Coli de tipar 16,25. C.Z. pentru biblioteci mari 591.9.001 (021)=59. C.Z. pentru biblioteci mici 591.9 (021) = 59.

Întreprinderea poligrafică „Informația", Bucureşti, str. Brezoianu, nr. 23–25, Republica Socialistă România